Федеральное государственное автономное образовательное учреждение
высшего образования
УРАЛЬСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени первого Президента России Б. Н. Ельцина
ИНСТИТУТ ЕСТЕСТВЕННЫХ НАУК

На правах рукописи

Берзин Дмитрий Леонидович

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ОБЫКНОВЕННОГО ТРИТОНА *LISSOTRITON VULGARIS* L., 1758 НА УРБАНИЗИРОВАННОЙ ТЕРРИТОРИИ

03.02.04 – зоология

Диссертация на соискание учёной степени кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук, доцент
Вершинин Владимир Леонидович

Екатеринбург – 2016

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы исследования. Обыкновенный тритон, описанный К. Линнеем как *Lacerta vulgaris* (1758) для типовой территории Швеции, распространен от Британских островов на западе Европы (кроме южной Франции, Испании и Португалии) до Красноярского края на востоке. Причем азиатская часть ареала обыкновенного тритона по окончании Уральской горной страны значительно сужается по мере продвижения его на восток (Skorinov et al., 2008), где он становится редок, в связи с чем *L. vulgaris vulgaris* включен в Красные книги Омской, Томской, Кемеровской областей, Алтайского и Красноярского края (Красная книга Омской области, 2015; Красная книга Томской области, 2002; Красная книга Кемеровской области, 2012; Красная книга Алтайского края, 2006; Красная книга Красноярского края, 2012; Куранова, 2003; Скоринов, 2009). Численность и доля в населении земноводных обыкновенного тритона в азиатской части ареала весьма низка (Равкин и др., 2003).

В России обыкновенный тритон известен начиная со сводок П.С. Палласа (Pallas, 1814) как *Lacerta europaea.* А.М. Никольский (1918) описывает обыкновенного тритона России как *Molge vulgaris vulgaris,* отмечая, что в коллекциях зоологического музея сборы этого вида из окрестностей уральских городов датируются XIX в: г. Кунгур – 1880 г., г. Екатеринбург – 1888 г. Распространение обыкновенного тритона на Екатеринбургском Урале отмечено Л.П. Сабанеевым (1874). Н. Зарудный (1896) в Оренбуржье описывает наличие *Triton vulgaris*. В окрестностях г. Томска обыкновенный тритон отмечен Н.Ф. Кащенко в 1902 г. Известны также сборы из окрестностей г. Барнаула, сделанные В.И. Верещагиным в 1903 и 1904 гг. Л.Ф. Ларионов (1923) отмечал обыкновенного тритона *Triturus vulgaris* в окрестностях г. Тюмени.

О широком распространении обыкновенного тритона на городских и пригородных территориях упоминается уже давно (Рузский, 1894; Шарлеманъ, 1917). Этот вид обычен в небольших прудах городских парков и садов Великобритании (Banks, Laverck, 1986; Beebee, 1973; King, 1979; Mathias, 1975). В

Лондоне популяции обыкновенного тритона успешно воспроизводятся в условиях, в которых бесхвостые амфибии давно исчезли (Beebee, 1973). В сельскохозяйственных районах это также наиболее распространенный вид земноводных (Beebee, 1981), который сравнительно легко приспосабливается к антропогенным изменениям среды (Cooke, 1977; Cooke, Arnold, 1982; Arnold, 1983).

Отечественные данные о распространении обыкновенного тритона в городской черте свидетельствуют о том, что он встречается главным образом в лесопарковой зоне и пригородах (Топоркова, 1973; Плисс, Худолей, 1979; Лебединский, 1981; Куранова, 1989; Воронов, 2009). Отмечается, что на урбанизированных территориях крупных городов обыкновенный тритон может быть отнесен к группе редких и исчезающих видов (Замалетдинов, Хайрутдинов, 2005). Так, в Нижнем Новгороде (в то время г. Горький) было отмечено исчезновение тритонов с территории города (Лебединский, 1981).

Главными причинами непрерывного снижения численности *L. vulgaris* являются пагубное влияние сельского хозяйства и урбанизации, снижение качества среды обитания тритона из-за рекреационной нагрузки (включая спортивный лов рыбы). Тритоны погибают на автодорогах, а также в результате фрагментации областей среды обитания, вызванных дорожным строительством. Сокращение местообитаний как следствие крупномасштабных перестроек города, изменение климата, применение ядохимикатов, инфекционные и грибковые болезни, несанкционированный отлов, а также увеличение давления хищников приводят к вымиранию обыкновенного тритона на урбанизированных территориях (Kinne, 2004).

Показано, что для уральских городов, где урбанизация, как правило, сочетается со значительным индустриальным загрязнением (Вершинин, 1983; 1996), в популяциях обыкновенного тритона, претерпевших процесс синурбизации (Andrzejewski et al., 1978), возникает ряд особенностей как адаптивного, так и негативного характера, позволяющих использовать обыкновенного тритона для индикации качества среды (Вершинин, 2007).

Таким образом, несмотря на большое количество сведений о распространении, подвидовой структуре вида, его толерантности и чувствительности к антропогенной трансформации среды, комплексных системных исследований, связанных с биологическими особенностями, закономерностями преобразования популяционной структуры, морфооблика, биоценотических связей, функциональной роли в урбоценозах до сих пор не проводилось. В то же время во многих частях ареала также отмечается сокращение распространения и даже исчезновение *L. vulgaris*. Несмотря на это, сведений о распространении, численности и популяционной специфике *L. vulgaris* в селитебной части городов крайне мало (Куранова, 1998).

Необходимо расширение представлений об основных трендах в популяциях номинативного подвида обыкновенного тритона в условиях антропогенных преобразований сообществ, изучение специфики популяционной структуры и биологических особенностей обыкновенного тритона (*Lissotriton vulgaris* L.) в условиях загрязнения и урбанизации. Немаловажным аспектом является также грамотная организация охранных мероприятий угрожаемых популяций, а также оценка возможностей использования вида для биоиндикации и экологического мониторинга качества среды.

Цель работы: изучить современное распространение обыкновенного тритона *L. vulgaris* (L., 1758) на территории крупной городской агломерации (на примере г. Екатеринбурга), изменение его экологических и морфологических характеристик в зависимости от степени антропогенной трансформации среды.

Задачи:

1. Установить особенности современного распространения и численности *L. vulgaris* на исследуемых территориях и провести ретроспективный анализ с имеющимися литературными данными.

2. Оценить специфику местообитаний *L. vulgaris* на урбанизированных территориях.

3. Выполнить сравнительный анализ морфологических и морфофизиологических особенностей (включая девиантные формы) популяций *L. vulgaris* в градиенте урбанизации.

4. Изучить особенности трофических связей сеголеток *L. vulgaris* в начальный период наземной жизни и их изменение в зависимости от степени урбанизации.

Научная новизна. Впервые проведено комплексное сравнительное исследование закономерностей распространения и пространственной структуры популяций обыкновенного тритона в пределах городской агломерации крупного индустриального центра (г. Екатеринбург) и ее окрестностей. Оценено изменение доли *L. vulgaris* в видовых сообществах земноводных ретроспективно и в градиенте урбанизированной среды. Впервые определена численность популяций обыкновенного тритона на урбанизированной территории и за ее пределами. Проанализированы материалы по экологическим преферендумам вида на основе литературных источников и последующего детального анализа биотических и абиотических показателей исследованных местообитаний. Впервые уточнены особенности основных этапов жизненного цикла вида в условиях урбанизации. Детально охарактеризованы пределы изменчивости основных морфологических и морфофизиологических характеристик и соотношение полов в популяциях *L. vulgaris* восточного склона Среднего Урала, а также их преобразование в зависимости от степени урбанизации. Существенно дополнены сведения о морфологических аномалиях обыкновенного тритона. На примере спектров и встречаемости девиантных морфологических форм сеголеток и взрослых особей показаны их особенности, как части морфооблика городских популяций, формирующихся в ходе интеграции новой генерации в среду местообитаний. Впервые показаны общие и уникальные варианты аномалий для европейской и азиатской частей ареала *L. vulgaris*. Успешно проведена реинтродукция *L. vulgaris* во вторичное по происхождению местообитание. Особенностью настоящего исследования также является наличие ретроспективного анализа за 38-летний период, благодаря привлечению уникальной открытой базы данных по

долгосрочному мониторингу популяций амфибий (Vershinin et al., 2015). Теоретический уровень результатов исследований в отношении изменения численности и доли обыкновенного тритона в экосистемах города носит пионерный характер, сведения по морфофизиологии и морфологии, включающей девиантные формы морфогенеза, обладают оригинальностью и новизной. Результаты имеют значение в развитии представлений о минимальном размере популяций, а также вкладе экологической компоненты в формирование популяционной специфики.

Теоретическая и практическая значимость работы. Полученные сведения содержат новую информацию о структурно-функциональной специфике популяций обыкновенного тритона в экосистемах крупного промышленного города. Исследование специфики популяций обыкновенного тритона в условиях урбанизированной среды имеет теоретическое значение для развития представлений о роли среды в формировании морфооблика и функциональной специфики популяций, а также обладает практической значимостью для организации грамотных мер охраны, восстановления исчезнувших популяций, возможности использования вида в биоиндикации и экологическом мониторинге. Материалы диссертации используются в лекционных курсах кафедры зоологии УрФУ: «Герпетология», «Экология города», «Модульные принципы морфогенеза» при подготовке студентов по специальностям «Биология», «Экология», а также при проведении занятий в детских творческих объединениях: «Юные аквариумисты», «Полевая экология»», «Зоолог – исследователь» (справки о внедрении, Приложение А).

Личный вклад автора. Большая часть материала была собрана непосредственно диссертантом. Изучено 1335 экземпляров *L. vulgaris*, включая 353 сеголетка и 982 половозрелых животных. Проведены исследования характера распространения, численности, морфологических признаков, трофологии, создан каталог фотографий аномалий и пищевых объектов обыкновенного тритона. Составлена карта распространения *L. vulgaris* в черте города Екатеринбурга. Персонально Д.Л. Берзиным проведена камеральная обработка и анализ

собранного материала методами математической статистики с использованием программных пакетов Statistica for Windows и Past. Автором теоретически обобщены результаты и на их основе сформулированы все выводы и положения работы.

Основные положения, выносимые на защиту.

1. Антропогенная трансформация естественных местообитаний, в ходе которой происходит изменение состава растительных сообществ, температурного режима и pH нерестовых водоемов способствует росту численности *L. vulgaris* и увеличению его доли в сообществах земноводных. Сокращение распространения и численности обыкновенного тритона в условиях урбанизации связано с разрушением местообитаний, появлением вида-вселенца – ротана, повышением уровня загрязнения.

2. Среди морфологических особенностей обыкновенного тритона наряду с выявленными половыми различиями, отмечено существенное укрупнение длины тела самок с ростом урбанизации и соответственно изменение ряда пропорций тела. В градиенте урбанизации увеличиваются разнообразие и частота внешних морфологических отклонений *L. vulgaris*. Спектр девиантных форм исследованных популяций отличается от такового в европейской части ареала вида. В питании сеголеток обыкновенного тритона на селитебной части города существенно увеличивается доля раковинных моллюсков.

Степень достоверности и апробация результатов. Надежность и обоснованность выводов и положений основывается на анализе значительного по объему фактического материала (353 сеголетка и 982 взрослых), собранного в 10 местообитаниях, применение современных статистических методов обеспечивает достоверность полученных в диссертационной работе результатов и сформулированных на их основе положений и выводов.

Материалы исследований были представлены на Всероссийской молодежной конференции «Экология, генетика, эволюция», посвященной 115-летию Н.В. Тимофеева-Ресовского (Екатеринбург, 2015); международной школе-конференции «Аномалии и патологии амфибий и рептилий: методология,

эволюционное значение и возможность оценки здоровья среды» (Екатеринбург, 2013); II международной конференции «Аномалии и патологии амфибий и рептилий: методология, эволюционное значение, мониторинг, здоровье среды» (Екатеринбург, 2016). Основные положения работы представлены на VI съезде герпетологического общества им. А.М. Никольского «Актуальные проблемы изучения и сохранения биоразнообразия земноводных и пресмыкающихся Евразии» (Пущино, 2015).

Работа поддержана грантом РФФИ, проект № 10-04-96084, а также программой 211 Правительства Российской Федерации, соглашение № 02.A03.21.0006.

Публикации. Основное содержание диссертационной работы отражено в 5 публикациях, из них 2 – в периодических изданиях из перечня ВАК.

Благодарности. Хочу выразить особую благодарность сотрудникам ИЭРиЖ: н.с., к.б.н. А.В. Бураковой за помощь в определении гельминтов, н.с. М.Е. Гребенникову за помощь в определении моллюсков, а также заведующей лабораторией физико-химических исследований Учебно-научного центра факультета геологии и геофизики Уральского государственного горного университета Н.В. Пенкиной и всему коллективу лаборатории.

Глава 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ И ОБЗОР СОВРЕМЕННЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ БИОЛОГИИ ОБЫКНОВЕННОГО ТРИТОНА (*LISSOTRITON VULGARIS*)

1.1 История изучения обыкновенного тритона на Урале

Обыкновенный тритон (*Lissotriton vulgaris)* – наиболее распространённый вид тритонов из рода малых тритонов *(Lissotriton)* отряда хвостатых земноводных. Впервые вид был описан в 1758 г. шведским натуралистом Карлом Линнеем.

Ареал обыкновенного тритона занимает почти всю территорию Европы от Британии и Франции до Западной Сибири и Алтая. Европейскую часть России и, соответственно, Урал, населяет номинативный подвид *L. v. vulgaris* (Кузьмин, 1999; Кузьмин, 2006).

Ранее обыкновенный тритон упоминался для Уральского региона под следующими латинскими названиями:

– *Molge vulgaris* (Сабанеев, 1872);

– *Triturus vulgaris* (Гаранин, 1983; Файзулин, 2002; Скоринов, 2009).

Первые документальные упоминания об обыкновенном тритоне на Урале относятся к творчеству Сабанеева Леонида Павловича, он упоминает данное животное в своем произведении «Каталог зверей, птиц, гадов и рыб Среднего Урала» (Сабанеев, 1872). Рассказывая о карасе, он упоминает обыкновенного тритона: «Икру и только что выклюнувшуюся молодь его истребляют во множестве зеленые лягушки, даже тритоны, иначе уколы, или водяные ящерицы, которые, так же, как и первые, очень часто обитают вместе с карасями. Менее значительный вред карасям приносят тритоны, называемые здесь водяными ящерками, которые вообще здесь гораздо малочисленнее, чем на западном склоне Урала; в черноземной равнине они уже вовсе не встречаются, но и в Урале оба вида (*Triton cristatus* и *taeniatus*) заметно малочисленнее четырехпалого тритона, который принадлежит к недавно открытому роду *Isodactylium*. Весьма возможно,

однако, что и *Isodactylium* питается карасьей икрой, так как очень часто встречается вместе с этой рыбой в больших ширфах и глубоких разрезах».

По наблюдениям Л.П. Сабанеева, обыкновенный тритон несет яйца ранее гребенчатого, а именно в первой половине мая; держится он иногда в небольших ямах, даже лужах (Сабанеев, 1874).

Работа Н.А. Зарудного (1896) и небольшая статья П.А. Воронцовского (1922) являются специальными исследованиями этих животных в Оренбуржье (Топоркова, 1973). Уральское общество любителей естествознания (УОЛЕ) также внесло свой вклад в изучение герпетофауны Урала. В Екатеринбургском краеведческом музее до сих пор хранятся влажные препараты амфибий, выполненные председателем УОЛЕ В.О. Клером (1905) (Вершинин, 2007).

В 1918 г. выходит обобщающая работа А.М. Никольского «Земноводные», которая могла служить в то время пособием для определения видов животных, и стала толчком к герпетологическому исследованию в России и, в частности, на Урале. В ней содержались сведения о видах рептилий и амфибий Урала, включая тритона, которые не утратили своего значения и используются современными авторами (Вершинин, 2007). В данной работе рассказывается о распространении, образе жизни, морфологических особенностях обыкновенного тритона. Автор указывает, что на среднем Урале обыкновенный тритон встречается реже гребенчатого, хотя, по современным данным, *Triturus cristatus* здесь полностью отсутствует. Рассказывается об образе жизни обыкновенного тритона (Никольскій, 1918).

О роли в биоценозах и распространении обыкновенного тритона Л.Я. Топорковой был выпущен ряд работ (Топоркова, 1977).

Данным об изменчивости скорости роста обыкновенного тритона и другим экологическим аспектам были посвящены работы В.Г. Ищенко (Ищенко, 1966, 1984).

Фаунистическими исследованиями современного состояния герпетофауны Челябинской области занимается Е.А. Чибилев. Он сообщает следующие данные об обыкновенном тритоне: «Встречается по всей территории области, исключая

южные районы. Повсеместно малочисленен. Наибольшая плотность в ЧГА (пос. Саргазы, Красное Поле)» (Чибилёв, 2003).

Ряд новых сведений по распространению, биологии и экологии обыкновенного тритона на Урале появился в середине двухтысячных годов, когда были опубликованы новые данные по фаунистике и экологии амфибий и рептилий региона (Большаков, Вершинин, 2005; Вершинин, 2007).

1.2 Особенности биологии *L. vulgaris*

Обыкновенный тритон является некрупным хвостатым земноводным желто-бурого или серо-оливкового цвета. L=20–46 мм, L+L.cd=45–105 мм (Кузьмин, 2012), по данным автора длина тела в загородных популяциях может достигать L=20–47,2 мм, L+L.cd=45–92 мм. Имеет грацильное телосложение, тонкие конечности и хвост, так как является лимнофильным видом, обитающим преимущественно в стоячих водах с богатой водной растительностью. Самцы обыкновенного тритона имеют округлые крупные черные пятна, разбросанные по всему телу, у самок есть мелкий крап по бокам и на брюшной стороне. Окраска брюшка от ярко-оранжевого с крупными темными пятнами (у самцов), до желтого с мелким крапом (у самок). Через глаз на боку головы проходит черная полоса (Вершинин, 2007).

Серии сошниковых зубов обыкновенного тритона располагаются в виде параллельных линий, слегка сходящихся в дистальной части. Хвост немного длиннее тела с головой. Кожа гладкая или слабо зернистая (Кузьмин, 2012). Ротовая щель небольшая, ушные железы почти незаметны. Горловой складки нет. Язык маленький, овальный, приращен средней частью своей нижней стороны ко дну ротовой полости, так что свободны лишь боковые края (Воронцова и др., 1952).

Количество пальцев на передних лапках – 4, на задних – 5. В сухопутную фазу жизни кожа у тритонов становится шероховато-бархатистой, в водной среде обитания кожа слизисто-гладкая (Воронцова и др., 1952).

Размеры сеголеток после метаморфоза обычно L+L.cd=20–38 мм. У личинок сразу после выклева L+L.cd=5–8 мм. Перед метаморфозом у тритонов

окраска становится светлой, почти одноцветной, с небольшими бледными пятнами на боках, дорсальная сторона часто желтоватая или светлая красновато-желтая (Кузьмин, 2012).

В конце апреля–начале мая обыкновенный тритон появляется в водоемах при температуре всего 4–8°C, приобретает брачную окраску и приступает к размножению (Банников, 1971).

В период размножения самцы окрашены ярче, чем самки, также у самцов формируется фестончатый гребень на спине, который, в отличие от гребенчатого тритона, не прерывается у основания хвоста (Вершинин, 2007). На пальцах задних ног образуются лопастные оторочки. По нижней стороне хвоста проходит оранжевая каемка, а над ней голубая полоса с перламутровым блеском. Значительно меньше изменений претерпевает самка. Хвост несколько увеличивается в высоту. Брюхо приобретает более яркую окраску (Воронцова и др., 1952). Плавательная складка на хвосте образуется у животных обоих полов. Для обыкновенных тритонов характерно брачное поведение, самец привлекает внимание самки своеобразным ритуалом — производит хвостом характерные волнообразные движения. Заинтересовав самку, он выбрасывает сперматофор, который она подхватывает клоакой. Оплодотворение происходит внутри тела самки. Самка откладывает 60–100 икринок, заворачивая каждое яйцо под лист какой-либо растительности, в связи с этим очень сложно производить учеты икры *L. vulgaris* (Вершинин, 2007).

Начало размножения приходится на конец апреля–начало мая, окончание – на конец июня–начало июля, однако сроки могут быть сдвинуты из-за климатических особенностей конкретного региона. Эмбриональное развитие до 20 дней. Выклев личинки из икринки происходит на 14–20-й день, в зависимости от температуры воды, на этот момент ее длина составляет 6–7 мм. Личинки обыкновенного тритона незадолго до превращения достигают длины около 34 мм. Голова у них отчетливо отграничена от туловища, жабры длинные с густыми бахромками, имеют по 3 жаберных луча с каждой стороны (Воронцова и др., 1952). До закладки задних конечностей на голове и спине личинок *L. vulgaris*

выражены две темные продольные полосы. Окончание хвоста у личинок обыкновенного тритона заостренное (Вершинин, 2007). Общая продолжительность развития составляет от 53 до 99 дней. Для некоторых популяций обыкновенного тритона известны случаи неотении, то есть личинки не завершают метаморфоз в положенные сроки. Метаморфоз у тритонов более плавный, перестройка слабее, строение взрослой особи также во многом сходно с личинкой. Такой вариант метаморфоза называется эволютивным, в отличие от некробиотического у лягушек, при котором типы строения взрослых и личинок резко различаются, а превращение сопровождается быстрой и глубокой перестройкой организма. Эти различия накладывают отпечаток и на характер возрастных изменений питания, которые у хвостатых менее резки, чем у бесхвостых (Кузьмин, 1992).

1.3 Трофология обыкновенного тритона

Амфибии по своей биоценотической роли занимают уникальное положение, они связывают трофические сети двух биоциклов пресных водоемов и суши (Гаранин, 1977), что вызывает особый интерес. Обыкновенный тритон в этом отношении не исключение. Помимо всего хвостатые земноводные оказывают значительный прессинг на фауну беспозвоночных. Спектр пищевых объектов, по сравнению с бесхвостыми, у хвостатых амфибий значительно отличается, это связано с особенностями образа жизни, биотопом, размерами животных, тактикой охоты.

В.И. Вернадский (1978) отмечал, что роль вида в биосфере определяется его биомассой, химическим составом и геохимической энергией. Поскольку за Уралом в азиатской части его ареала сведения о тритоне нередко ограничиваются данными о его наличии, а доля в биоценозах сравнительно мала (Блинова, 1984; Куранова, 1998; Равкин и др., 2003), ряд авторов полагает, что биоценотическая роль данного вида в Уральском регионе незначительна (Топоркова, 1973). Вместе с тем, ряд форм хозяйственно-производственной деятельности человека способен положительно влиять на его численность и распространение благодаря возникновению новых водоемов антропогенного происхождения, которые быстро

осваиваются обыкновенным тритоном и способствуют повышению численности его популяций (Вершинин, Топоркова, 1981; Ануфриев, Бобрецов, 1996). Таким образом, для правильной оценки роли обыкновенного тритона на разных этапах его жизненного цикла в конкретных биогеоценозах требуется дальнейшее разностороннее глубокое изучение его популяционной динамики, биоценотических связей и других экологических особенностей.

С момента откладки икры и до фазы начала активного питания личинок (стадии 40-42 по Л.Д. Лиознеру, 1975) (Пястолова, Тархнишвили, 1989) биоценотическое значение *L. vulgaris* сводится к объему биомассы, внесенной половозрелыми размножающимися самками в нерестовый водоем.

Эндогенное питание начинается на ранних этапах эмбрионального развития, в этот период осуществляется питание запасом веществ, который содержится в яйце, а затем – в желточной энтодерме ранней личинки. После истощения эндогенных запасов амфибии приходится потреблять экзогенную пищу (Кузьмин, 1992). Биоценотическая роль хвостатых, в том числе и обыкновенного тритона, существенно меняется в ходе онтогенеза и на разных фазах жизненного цикла (Кузьмин, Мещерский, 1987; Кузьмин, Тархнишвили, 1987). Экологические аспекты онтогенеза также заметно влияют на функциональную роль новой генерации тритонов в природных экосистемах (Кузьмин, Мещерский, 1987). Экзогенное питание начинается раньше полной резорбции желтка. Однако его количество изменчиво даже в пределах вида. Доля личинок одной стадии, приступивших к активному питанию, варьирует у разных видов, в выборке у *L. vulgaris* до 50%. Особи на ранних стадиях развития обычно малоактивны. Как правило, они держатся на растениях, камнях недалеко от мест выклева. Питаются добычей, которая проплывает рядом с ними, следовательно, они не занимаются активным поиском и преследованием жертвы. Основным кормом на данном этапе являются мелкие ракообразные, выступающие наиболее доступной добычей. Реже поедаются насекомые, их доля в диете сильно зависит от размеров личинок (Кузьмин, 1992).

После перехода к экзогенному питанию личинки становятся более активными, но они сохраняют приуроченность к фитофильной биоте. Далее, в связи с развитием плавниковых складок и конечностей, личинки рассредоточиваются по водоему более равномерно, начинают передвигаться с помощью ног и активно преследовать добычу. С развитием конечностей возникает постепенная реверсия фототаксиса с положительного на отрицательный. Пищевое поведение становится более сложным. Ловля пищевых объектов становится более эффективной. Рост личинки, усиление работы гиобранхиального аппарата, усиление коррелятивных систем костей, участвующих в захвате и заглатывании, дифференцировка и удлинение желудочно-кишечного тракта позволяют употреблять более крупную и разнообразную добычу. С возрастом характерно увеличение количества потребляемых пищевых объектов (Ручин и др., 2012). Происходит расширение как размерного, так и таксономического спектра, увеличивается число насекомых в диете. Довольно часто в пищевом спектре особей каждой стадии численно или по массе преобладают беспозвоночные одного–двух семейств, при этом весовые соотношения колеблются сильнее численных. Расширение спектра увеличивает пластичность трофических связей и может рассматриваться как один из механизмов увеличения эффективности использования пространственно неоднородной биоты (Ручин, 2010).

Таксономическое разнообразие потребленных объектов (по отрядам и семействам) значительно расширяется от 13 таксонов у мелких тритонов до 33 групп (при длине тела 21–25 мм). У более крупных тритонов пищевой спектр состоял только из 18 групп (Ручин и др., 2014).

Однако способность к потреблению в пищу мелких беспозвоночных у личинок обыкновенного тритона сохраняется, что способствует расширению спектра питания (Кузьмин, 1992). Межвидовые различия в питании согласуются с видовыми, а также возрастными изменениями морфологии личинок. Приуроченность личинок к фитофильной среде характерна как для ранних, так и для старших личинок, но степень и характер такой приуроченности вариативен.

Например, личинки сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii*) больше личинок *L. vulgaris*, что связано с подобными темпами роста при разных исходных размерах. Так, масса сибирского углозуба при переходе к активному потреблению пищи составляет 16,7 мг, а у обыкновенного тритона – 6,7 мг в одних и тех же водоемах Зауралья (Кузьмин, 1992). Перед метаморфозом масса углозуба увеличивается в 16 раз, а тритона в 14 раз. Это связано с тем, что углозуб потребляет более крупных бентосных беспозвоночных. В тех ситуациях, когда доля крупной малокалорийной добычи (Sphaeriidae) в диете углозуба увеличена, интенсивность их поедания в онтогенезе увеличивается.

У синтопичных личинок обыкновенного тритона размеры и разнообразие таксономического спектра добычи расширяются значительно слабее, большая малокалорийная добыча потребляется реже, соответственно, возрастание индекса наполнения не наблюдается (Кузьмин, 1984).

Основную часть пищи для личинок *L. vulgaris* составляют планктонные организмы и фитофилы, иногда эти группы могут отчасти заменяться крупным бентосом, в основном хирономидами, доля которых непрерывно возрастает. Несмотря на рост их доли в питании личинок, на протяжении всего развития преобладают фитофильные ракообразные (Пястолова, Тархнишвили, 1989). Следует заметить, что биогеохимическая функциональная роль группы интенсифицируется при появлении и росте доли в биогеохимических циклах животных с кальциевым скелетом (Вернадский, 1965, 1978). Однако у углозуба из-за более крупных размеров доля бентосных организмов в рационе гораздо выше. Личинки обыкновенного тритона могут занимать как бентосный, так и пелагический слои воды, в зависимости от расположения водной растительности, где обитают животные. Принято считать, что интенсивность питания *L. vulgaris* несколько снижается в конце личиночного периода (Пястолова, Тархнишвили, 1989).

Важным и интересным моментом является вопрос пищевых преферендумов ювенильных особей обыкновенного тритона в ранний постметаморфический период, поскольку информации об этом этапе сравнительно немного.

Метаморфоз у тритонов сопровождается изменением трофики и стратегии пищедобывания. Активность метаморфизирующих особей снижается. Личинки амфибий переходят от стратегии активного поиска к стратегии «подстерегающего хищника» (Кузьмин, 1992). В период метаморфоза тритоны держатся около дна в прибрежной зоне водоема. По мере прохождения стадий метаморфоза животные все ближе подползают к берегу. На сушу выходят сеголетки с остатками наружных жабр. В этот период происходит резорбция провизорных органов. В костях черепа также происходит полная перестройка личиночных структур и становление дефинитивных. Перестройке подвергается пищеварительная система, в частности, перестраивается эпителий пищевода и желудка. В нем идут активные процессы автолиза и фагоцитоза, пищеварение в этот период замедлено. Длина пищеварительного тракта уменьшается, его стенки утолщаются (Кузьмин, 1992).

Некоторые авторы (Ирихимович, 1947; Марголис, 1982; Мантейфель, 1977) придерживаются позиции, что при метаморфических перестройках земноводное перестает употреблять пищу. Другие авторы (Lauder, Reilly, 1989) опровергают это, утверждая, что интенсивность питания снижается, но не останавливается.

Очень часто наземные пищевые объекты появляются в желудке до того, как водная добыча будет переварена и выведена из организма. Скорее всего, период сокращения интенсивности питания занимает небольшую часть метаморфоза – как правило, более короткую, чем срок прохождения одной стадии развития. Обычно это совпадает с моментом выхода тритонов на сушу. Предположительно, это связано с изменениями зрительной системы, из-за чего ухудшается возможность восприятия добычи. В связи с уменьшением активности по поиску пищи и интенсивности питания сеголеток, происходит сужение пищевого спектра и трофической ниши (Кузьмин, 1987).

Считается, что для обыкновенного тритона характерен быстрый переход с водных кормов на сухопутные. Быстрое уменьшение интенсивности питания при метаморфозе, когда амфибии скапливаются на небольшой территории, сильно ослабляет их прессинг на фауну беспозвоночных, способствуя ослаблению конкуренции (Кузьмин, 1992).

После прохождения метаморфоза пищевые реакции стабилизируются. Происходит усиление челюстей, продолжается смена зубов. В постметаморфозном периоде индекс наполнения пищеварительного тракта сеголеток не столь высок, как до метаморфоза (Кузьмин, 1992). Диета тритонов на суше становится более разнообразной. Это происходит благодаря как доступности добычи по размеру, так и использованию более гетерогенной среды (Ананьева и др., 1998).

Сохранение мелкой добычи в спектре питания в период наземной жизни определяется возможностью ловли добычи посредством выбрасывания языка. Сеголетки питаются в сухопутную фазу в основном коллемболами, личинками жесткокрылых (жужелицы, стафилины), муравьями, личинками и имаго двукрылых. В спектре присутствуют в небольшом количестве паукообразные, моллюски, гусеницы и тли (Ручин, 2012). С возрастом тритоны начинают потреблять более крупные пищевые объекты. Вероятно, это связано с тем, что с укрупнением глаз зрение сеголеток тритонов ухудшается. Однако наиболее существенные изменения после метаморфоза носят циклический характер. Они состоят в периодическом питании взрослых в прудах в период нереста. Питание в водную фазу сопровождается возвратом некоторых личиночных адаптивных черт: механизма захвата пищи, свойственного личинкам, образования порфиропсина в глазу, который облегчает зрение в воде, происходит развитие плавниковых складок (Кузьмин, 1987).

Питание тритонов характеризуется селективностью. Практически все объекты поедаются избирательно. Мелкие малоподвижные группы животных, например, Chydoridae, употребляются гораздо реже, чем более подвижные (Diaptomidae) или более крупные (Daphnidae, Chironomidae). При этом избираемость ряда крупных беспозвоночных увеличивается в процессе онтогенеза личинки (Кузьмин, 1992).

В отношении мелких фитофильных беспозвоночных, таких как Chydoridae, избирательность у личинок Caudata в онтогенезе снижается, причем зачастую такая добыча избирается отрицательно. Низкая элективность питания

простейшими выше в отношении более крупных и подвижных форм (Diaptomidae). Иногда избирательность для веслоногих раков бывает ниже, чем для хидорид, это наблюдается у личинок обыкновенного тритона в отношении Cyclopidae. При наличии в водоеме Cyclopidae вместе с Diaptomidae, совершающими более короткие скачки, выбор последних совершается чаще. С увеличением размеров тритоны переходят на питание более крупными объектами (Daphnidae, Chironomidae). Избирательность питания может зависеть от пространственного распределения животных. Влияние характера водоема на избираемость заключается в различиях кормовой базы, а также изменчивости экологии потребителей и их жертв. По избирательности питания в водной фазе жизни взрослые тритоны похожи на своих личинок. Избирательное питание хвостатых амфибий (в том числе обыкновенного тритона) оказывает значительный прессинг на популяции различных групп беспозвоночных (Кузьмин, 1992).

Избирательность питания тритонов на суше изучена хуже, чем в воде. Колебания избирательности питания здесь выражены сильнее, что связано, прежде всего, с большим разнообразием населяемых местообитаний, а также видов беспозвоночных, населяющих сушу.

В пище тритонов с наибольшей частотой и относительным количеством встречаются в основном коллемболы, тли, клещи, пауки. С более высокой избирательностью поедаются личинки Diptera, также высокая элективность характерна для брюхоногих моллюсков, многие из которых имеют раковину. А для более мягких коллембол это наблюдается далеко не всегда (Кузьмин, 1985).

Пищевое поведение хвостатых амфибий, в том числе и *L. vulgaris*, распадается на ряд фаз. Активная или пассивная избирательность пищевых объектов зависит от свойств пищевого объекта, так как на разных этапах пищевой реакции ее добывание обеспечивается взаимодействием разных органов чувств хищника. Изначально происходят ориентировочные реакции, обеспечивающие предварительную оценку стимула. Далее происходит приближение и схватывание добычи, после чего происходит ее поглощение. Ориентировочные реакции

возникают в ответ на появление объекта в зоне, доступной для сенсорных систем. Происходит обработка информации об объекте, которая определяет дальнейшее поведение земноводного. При сильной пищевой мотивации (животные голодные) земноводные могут совершать броски на непригодные для питания объекты, даже на те, которые представляют угрозу для жизни амфибии (Кузьмин, 1987).

Более активные жертвы (наиболее подвижные) сильнее привлекают амфибий. Поэтому, например, малоподвижные двустворчатые моллюски употребляются в пищу гораздо реже, чем брюхоногие. Наиболее привлекательными для тритонов на всех стадиях развития являются объекты червеобразной формы. Очевидно, такая избирательность не зависит от опыта охоты. Это позволяет объяснить высокую избираемость хвостатыми амфибиями хирономид (Кузьмин, 1985).

В присутствии большого количества мелких и нескольких крупных объектов обыкновенный тритон выбирает крупных, возможно, это связано с торможением реакции в присутствии более крупных визуальных стимулов.

Из-за увеличения размеров добычи возрастает время ее обработки и снижается эффективность ее захвата и заглатывания. Происходит увеличение энергозатрат на охоту. Однако в целом затраты компенсируются большей пищевой ценностью жертвы.

Контрастность добычи для зрительно направляемого избирательного питания важнее, чем ее размеры. Так, *L. vulgaris* относительно чаще потребляют более мелких, но более темных дафний. Хвостатые земноводные могут реагировать на мишени, которые всего на 2–5% ярче фона. Заметность одной и той же добычи различается в зависимости от условий, что ведет к различиям в избирательности. Если обнаруженная обыкновенным тритоном жертва прекращает двигаться, то охота на нее обычно заканчивается и возобновляется при условии, когда беспозвоночное начинает двигаться. Для выбора потребляемых пищевых объектов важно время, в течение которого они остаются неподвижными. Голодание понижает порог чувствительности к движущимся стимулам, которые ассоциируются с пищей, причем вибрации увеличивают

эффективность как движущегося, так и неподвижного раздражителя. Избирательность питания ослабляется при уменьшении количества пищевых объектов (Кузьмин, 1992). Однако тритоны могут поедать малоподвижную и даже неподвижную добычу. Для ее распознавания основную роль играет хеморецепция. Это касается в первую очередь оофагии. Поедание яиц сильнее выражено у самок, чем у самцов, так как самки в период размножения питаются интенсивнее, чем самцы. Происходит компенсация энергозатрат на продуцирование и откладку икры земноводными. Значительную роль при ловле тритонами добычи играет обоняние. На *L. vulgaris* были поставлены эксперименты по выбору жертв разных размеров. При представлении *Daphnia magna* и примерно вдвое меньшей *D. logispina* выяснилось, что эффективность охоты на них увеличивается с возрастанием размера личинки тритона. При равной концентрации в среде *D. magna* и *D. longispina* как личинки, так и взрослые поедали первую в большей пропорции. При уменьшении концентрации *D. magna* ее избираемость возрастала.

В связи с некрупными размерами тела обыкновенный тритон, по сравнению с гребенчатым тритоном (*Triturus cristatus*), в одном местообитании выбирает более мелкие пищевые объекты, потребляя больше планктонных форм. В свою очередь, у гребенчатого тритона в пищевом спектре преобладают бентосные организмы (Ручин, 2015).

Способность хвостатых амфибий к выбору добычи в структурно неоднородной среде сочетается у них с охотой в «пятнах», где концентрация жертв повышена. Такая мозаичность распределения пищевых ресурсов проявляется как в водоемах, так и на суше. Об охоте тритонов в скоплениях добычи в какой-то степени свидетельствует сам факт высокой изменчивости индивидуальной диеты. В одном пищеварительном тракте взрослой крупной особи обыкновенного тритона содержится до нескольких сотен низших ракообразных одного или близких видов. Вероятно, что в скоплениях добыча становится более заметной. На *L. vulgaris* показано, что некоторые компоненты его пищевого поведения могут быть адаптированы именно к охоте в скоплениях

(Кузьмин, 1992). Помимо визуального восприятия, размер жертвы может оцениваться электрорецепторно (в воде) и, возможно, с помощью обоняния. На примере личинок обыкновенного тритона показано, что даже неизбирательное потребление большого количества такой добычи ведет к более высокому наполнению пищеварительного тракта, чем высокая избираемость более мелких и легких объектов. Поэтому неизбирательное питание в некоторых случаях может являться более энергетически выгодным, чем избирательное (Кузьмин, 1992).

Считается, что резкое преобладание той или иной группы пищевых объектов в диете свидетельствует о избирательности питания *L. vulgaris.* Нередко не учитывается тот факт, что данное явление может быть связано с высокой численностью определенной группы пищевых объектов в конкретной экосистеме и, как следствие, с ее неизбирательным потреблением. Происходит сужение трофической ниши без увеличения в избирательности питания. Данное явление случается в местах с обедненной фауной, например, на урбанизированных территориях и в пещерах. В экспериментальных условиях амфибии из пещер способны поедать широкий спектр жертв, характерный для амфибий на поверхности земли. Следовательно, специализация вида по среде обитания еще не свидетельствует о пищевой специализации. Избирательность в питании у тритонов пассивна, слабо выражена и, как правило, не направлена на потребление энергетически выгодной пищи (Кузьмин, 1987, 1992).

Для урбанизированных территорий было отмечено явление обеднения спектра питания сеголеток *L. vulgaris* с преобладанием перепончатокрылых, двукрылых и жесткокрылых (Вершинин, 1983), что связано со значительным уплотнением почвы за счет высокой посещаемости.

1.4 Экологическая специфика *L. vulgaris* в естественных и антропогенных ландшафтах

Хвостатые земноводные – эволюционно древняя, примитивная группа позвоночных животных. Представители этой систематической категории сохранились в городской черте благодаря некрупным размерам и скрытному

образу жизни. Земноводные являются связующим звеном в трофических цепях пресноводных водоемов и экосистем суши (Гаранин, 1977), а также, в силу своих биологических особенностей, они являются наиболее удобным объектом среди наземных позвоночных для оценки антропогенных изменений среды.

Глубоко и разносторонне исследованы практические и теоретические аспекты роли земноводных в биогеоценотических циклах наземных и водных экосистем (Шварц, 1948; Папанян, 1949; Белова, Костенко 1976; Моткова, 1977; Гильманов, 1987; Ганеев, 1991; Seale, 1982; May, 1983; Шварц, 1973). В то же время, сведений о функциональной роли хвостатых амфибий, и в особенности обыкновенного тритона, в городских зооценозах сравнительно немного (Вершинин, Берзин, 2016). В течение всей жизни тритоны привязаны к относительно небольшой по площади территории, в отличие, например, от птиц. Большая продолжительность жизни тритонов (до 6 лет в природе (Янчуревич, 2012), до 20 в условиях неволи) по сравнению с мышевидными грызунами дает возможность наблюдать результат долговременного воздействия антропогенных факторов на организм (Вершинин, 1995).

Обыкновенный тритон населяет лиственные и смешанные леса, кустарники, часто избегает открытых пространств и полей. В горы поднимается не выше 1200–1500 м над уровнем моря (Банников, 1971).

В своем распространении *L. vulgaris* ограничен определенными биотопическими преферендумами. Так, на распространение обыкновенного тритона оказывает влияние наличие приземного слоя растительности, который создает благоприятные микроклиматические условия. Главным образом, для нормального существования *L. vulgaris* играет не состав растительных сообществ, а только высота и плотность травостоя (Гаранин, Попов, 1958). По данным некоторых авторов (Вершинин, 1983), одним из важных факторов, способствующих сохранению численности группировок обыкновенного тритона в местообитаниях селитебной части города является средняя высота травостоя.

Распространение тритонов в водной среде приурочено к наличию богатой водной растительности (Cooke, Frazer, 1976). Отмечается влияние на

встречаемость *L. vulgaris* кислотности нерестовых водоемов. Обыкновенный тритон встречается в прудах с уровнем pH 6,0–9,0, редок при pH<6,0; при pH<3,9 тритоны полностью исчезают, а беспозвоночные редки (Вершинин, 2007). При выборе нерестовых водоемов обыкновенный тритон выбирает небольшие водоемы, обычно не заселенные рыбой. Наличие в водоеме рыб, особенно ротана (*Perccottus glenii*), который может обитать в мелких, заросших, сильно эвтрофицированных, заморных водоемах, служащих обыкновенному тритону в качестве нерестилищ, негативно влияет на численность и репродукцию *L. vulgaris*, вплоть до полного исчезновения последнего (Решетников, 2003).

Ротан, завезенный из бассейна р. Амур в 1960-х гг. в Московскую область, уменьшил некоторые популяции тритона. Заселение ротана в мелкие эвтрофицированные водоемы ведет к снижению биоразнообразия беспозвоночных, рыб и личиночных амфибий, включая обыкновенного тритона (Решетников, 2003). Аборигенные виды амфибий оказались весьма уязвимыми к хищничеству ротана. Поедание ротаном головастиков ведет к исчезновению множества локальных популяций амфибий, например, *Rana temporaria, R. arvalis, R. lessonae, Triturus cristatus* и *T.* (*Lissotriton) vulgaris* (Решетников, 2008).

Однако обыкновенный тритон в некоторых случаях встречается в прудах, заселенных нехищными видами рыб, например, серебряным карасем (*Carassius gibelio)*, озерным гольяном (*Phoxinus percnurus).*

Предполагалось, что на Урале биоценотическая роль обыкновенного тритона незначительна (Топоркова, 1973). В то же время, в европейской части страны распространение и численность популяций заметно выше: этот вид может составлять до 2,2% в рационе околоводных птиц (Гаранин, 1964). Номинативный подвид обыкновенного тритона входит в рацион многих животных. Хищные водные насекомые (*Nepa cinerea, Notonecta lutea*, личинки Odonata, личинки и имаго Dytiscidae*)* питаются в основном личинками тритонов. Обыкновенного тритона также поедают местные (*Cyprinus carpio, Perca fluviatilis, Leuciscus cephalus и Esox lucius*) и интродуцированные виды рыб (*Ictalurus nebulosus* и выше упомянутый *Perccottus glehni*) (Кузьмин, 1999).

Другие виды земноводных также могут поедать тритонов. Личинки гребенчатого тритона охотятся за личинками обыкновенного, тогда как взрослые особи могут поедать и личинок, и половозрелых животных этого вида. Хищничество со стороны *Triturus cristatus* известно, как одна из главных причин сокращения популяций *L. vulgaris* в заповеднике Кодры в Молдавии. Например, обилие выходящих на размножение обыкновенных тритонов в одном водоеме снизилось на 20% за 5 дней из-за хищничества гребенчатых тритонов (Кузьмин, 1999). Обыкновенным тритоном могут питаться также зеленые лягушки (*Rana lessonae* и *Pelophylax ridibundus*). Так, *L. vulgaris* найден в пищевом спектре озерной лягушки в Национальном парке «Самарская Лука» (Файзулин и др., 2011). Обыкновенная чесночница (*Pelobates fuscus*) может поедать сеголеток обыкновенного тритона, но интенсивность хищничества этого вида, по-видимому, низка.

L. vulgaris может входить в питание следующих змей: *Natrix natrix, N. tessellata* и *Vipera berus*. Среди них лишь *N. natrix* регулярно поедает тритонов: доля последних в пище достигает 3,57 %. Среди птиц врагами тритонов являются *Anas crecca, A. platyrhynchos, A. querquedula, Anser sp., Plegadis falcinellus, Ciconia ciconia, Grus grus, Ardea cinerea, A. purpurea, Ardeola ralloides, Botaurus stellaris, Ixobrychus minutus, Corvus corone, Pica pica, Lanius cristatus, Garrulus glandarius, Falco naumanni*, среди млекопитающих — *Arvicola terrestris* и *Eutamias sibiricus* (Кузьмин, 1999).

У обыкновенного тритона зарегистрированы паразитарные инвазии, в частности гельминты, относящиеся к двум классам: Trematoda (сосальщики) – четыре вида и Nematoda (Круглые черви) – три вида (Чихляев, 2007). Из них четыре вида являются широко специфичными полигостальными паразитами земноводных и один – круглый червь *Chabaudgolvania terdentatum* (Linstow, 1890) – является узко специфичным для хвостатых амфибий родов *Lissotriton* и *Triturus* (Рыжиков и др., 1980). Для трех видов гельминтов обыкновенный тритон является окончательным хозяином, для четырех – дополнительным (вторым промежуточным) и/или резервуарным. Нематода *Ch. terdentatum* впервые

указывается как паразит для батрахофауны России и Волжского бассейна; для трематоды *Ph. cordatum* обыкновенный тритон является новым хозяином (Файзулин и др., 2011). Типичными паразитами обыкновенного тритона являются личинки гельминтов и геонематоды. Чаще встречаются метацеркарии трематод *Paralepoderma cloacicola* и *Strigea sp*., проникающие в большинстве случаев из воды в результате активного перкутанного проникновения церкарий. Из нематод обычна *Ch. terdentatum*, личинки которой инвазируют земноводных перорально в воде, либо в результате употребления последними в пищу их резервуарных хозяев – гастропод *Lymnaea peregra* (Файзулин и др., 2011).

Обыкновенный тритон широко распространен в природных местообитаниях, помимо этого встречается и на урбанизированных территориях. Урбанизация может влиять на популяции хвостатых земноводных как позитивно, так и негативно. Нередко обыкновенные тритоны и другие земноводные заселяют вторичные, искусственные местообитания – пожарные водоемы, заброшенные карьеры, селятся в садовых прудах. Отмечено некоторое сходство влияния на животных урбанизации и доместикации (Вершинин и др., 2005), в обоих случаях происходит смена направления отбора и выпадает ряд факторов естественной смертности. Относительно широкое распространение *L. vulgaris* в городских местообитаниях объясняется спецификой биологии этого вида. Небольшие размеры тела и скрытный образ жизни снижают уязвимость животных со стороны человека, а способность размножаться в небольших водоемах позволяет осуществлять воспроизводство в городских изолятах.

Обыкновенный тритон распространен главным образом в лесопарковой зоне и пригородах (Куранова, 1989). Сравнительно широкое распространение *L. vulgaris* в городской черте, а также чувствительность этого вида к колебаниям химизма среды делают его важным объектом популяционных исследований, так как он может служить индикатором состояния окружающей среды (Вершинин, 2007).

Обитание на урбанизированных территориях накладывает отпечаток на особенности различных аспектов жизнедеятельности *L. vulgaris.* Отмечено, что на

территориях городских агломераций и в загородных популяциях минимальные сроки размножения и развития *L. vulgaris* различаются. В городских водоемах размножение и выход первых сеголеток начинаются раньше, что связано с ранним прогревом нерестовых водоемов. Минимальный срок развития личинок обыкновенного тритона в городе может быть значительно удлинен по сравнению с загородными популяциями. Удлинение водной фазы и общих сроков развития в городских популяциях амфибий может быть связано с ингибирующим действием поллютантов (Бугаева, 1983). Экспериментально показано, что воздействие некоторых химических веществ (мочевины, сульфатов меди и кадмия) может вызывать ретардацию развития на 4–11 дней (Грефнер, Слепян, 1989). В природных местообитаниях изменчивость скорости развития и роста тритонов значительно определяется внешними факторами (Ищенко, 1984).

Характерной особенностью популяций обыкновенного тритона городской черты является также более длительный период пребывания взрослых животных в воде (Вершинин, 1995). Некоторые особи могут находиться в водоемах до середины августа, а в естественных популяциях взрослые тритоны выходят на сушу в конце июня–начале июля (Топоркова, 1973; Берзин, 2015). Наблюдаемое явление, вероятно, связано с небольшой площадью наземных мест обитания, ограниченностью ресурсов и стремлением амфибий рассредоточиться.

Хотя *L. vulgaris* довольно часто встречается в антропогенных ландшафтах (иногда и в крупных городах), его способность к синантропизации невелика. Как правило, в городах и пригородах обитают некрупные популяции. При антропогенном загрязнении среды и рекреационной нагрузке встречаемость аномалий развития и болезней в популяциях возрастает во много раз. Встречаемость морфологических аномалий популяции центральной части Екатеринбурга превосходит лондонские группировки *L. vulgaris:* 8,22% против 4,56% соответственно, что может указывать на высокий уровень загрязненности городской среды в Екатеринбурге (Roberts et al.,1984; Вершинин, 2007).

Кожа хвостатых земноводных, в частности, тритонов, обладает высокой чувствительностью к канцерогенам, поэтому используется в экологическом

мониторинге. Кожные покровы *L. vulgaris* могут поражаться различными грибковыми инфекциями. Доля особей, пораженных грибковой инфекцией, выше в лесопарковой зоне и загородной популяции. Данное явление, вероятно, связано как с большей устойчивостью городских популяций, так и с меньшей распространенностью подобных инфекций в городских изолятах. Заболеваемость, вероятно, может зависеть от гидрохимии среды. Встречаемость девиантных форм в зоне многоэтажной застройки – 2,3%, в зоне малоэтажной застройки – 6,25%, а доля заболеваний – 2,3 и 75% соответственно (Вершинин, 1997), причем в 1988 г. в одной из популяций зоны многоэтажной застройки зарегистрирована гибель всех сеголеток от поражения грибком. За период с 1977 по 2013 гг. на территории селитебной части городской агломерации Екатеринбурга поражение кожных покровов сеголеток *L. vulgaris* в результате микоинфекций отмечалось неоднократно и варьировало от 2,3 до 70,6% (Вершинин, Вершинина, 2013).

Гидрохимические анализы показали, что значения pH воды на территории Екатеринбурга в основном изменяются в пределах оптимума – от 6,0 до 8,4. Общая минерализация, содержание свинца и поверхностно-активных веществ в воде, особенно в зоне многоэтажной застройки, значительно превосходят значения для загородных водоемов. В связи с этим встречаемость морфологических отклонений у половозрелых животных в разные годы колеблется от 6,7 до 28,6% в зоне многоэтажной застройки против 0,56% в загородных популяциях (Вершинин, 1996).

В популяциях обыкновенного тритона городской черты наблюдается ряд особенностей морфологических показателей в сравнении с природными территориями.

Измерение взрослых *L. vulgaris* выявило, что длина тела животных из популяции зоны многоэтажной застройки больше, чем в загородной популяции, особенно у самок. Именно в условиях урбанизации при близких значениях плотности наиболее крупные личинки встречаются в популяциях зоны многоэтажной застройки. Увеличение размеров тела животных в популяциях урбанизированных территорий, отмечаемое и у других видов земноводных, по-

видимому, связано с лучшей выживаемостью крупных животных в условиях загрязнения. Укрупнение размеров сеголеток в популяциях, подвергающихся высокому антропогенному прессингу, обусловлено высокой выживаемостью более крупных особей в загрязненных водоемах, связанной, вероятно, с изменением объемно-поверхностного соотношения (Вершинин, 1996). Во всех обследованных популяциях соотношение полов смещено в сторону преобладания самок (Вершинин, 1996, 2007). По-видимому, это обусловлено высокой смертностью самцов, которые более чувствительны к экстремальным факторам в условиях антропогенной дестабилизации среды.

По устойчивости к антропогенным воздействиям и распространению в городской черте Екатеринбурга в начале двухтысячных годов обыкновенный тритон шел сразу после озерной, остромордой и травяной лягушек. В сравнении с сибирским углозубом, обитающим и размножающимся только в пригороде и лесопарковой зоне, обыкновенный тритон значительно менее требователен к освещенности и температурному режиму водоёмов, изменениям химизма среды и видового состава растительных сообществ. В тех местообитаниях, где численность сибирского углозуба стабильна, он, как правило, многочисленнее обыкновенного тритона. В более трансформированных человеком местообитаниях соотношение меняется в сторону преобладания *L. vulgaris* (Вершинин, 2007). Так, при проведении экологической экспертизы района Нижнетагильского металлургического комбината в 1988 г. установлено, что обыкновенный тритон встречается в 14 км от основных промплощадок, в то время как сибирский углозуб только с 25–27 км (Vershinin, 2002).

Размножение обыкновенного тритона на урбанизированных территориях становится невозможным только в сильно загрязненных местообитаниях (Вершинин, 1983; Большаков и др., 2001).

На численности обыкновенного тритона отрицательно сказывается чистка прудов, его ловля коллекционерами и детьми. Выбросы промышленных предприятий, а также другие антропогенные нагрузки приводят к уничтожению травостоя, а также к эрозии почв, происходит снижение влажности приземного

слоя воздуха и исчезновение пищевых объектов, что в значительной мере негативно сказывается на популяции тритонов. Обработка гербицидами снижает пригодность водоемов для размножения, но не приводит к полному исчезновению *L. vulgaris*. Также химикаты, загрязнение тяжелыми металлами и просто существенные нарушения химического фона среды приводят к увеличению доли морфологических аномалий у тритонов.

К настоящему времени известно, что в популяциях обыкновенного тритона в условиях урбанизации формируется ряд особенностей как адаптивного, так и негативного характера (Вершинин, 1996). Благодаря своим биологическим особенностям, таким как экологическая пластичность, скрытный образ жизни, определенная толерантность к антропогенным преобразованиям среды, способность использовать водоемы антропогенного происхождения, *L. vulgaris* способен существовать и воспроизводиться на урбанизированных территориях и может быть использован как удобный объект для оценки состояния окружающей среды.

1.5 Девиантные формы хвостатых земноводных городских территорий

Биологические особенности амфибий, развитие которых у большинства видов протекает во внешней среде нерестовых водоемов, обусловливают значительную зависимость этой систематической группы от внешних факторов окружающей среды и ее состояния. Причины появления аномалий могут быть различны: мутационный процесс, паразиты, биотопическая изоляция, отклонения развития, аномальная регенерация и другие. Наряду с природными причинами, возникновение отклонений может быть вызвано загрязнением среды отходами бытового, сельскохозяйственного или промышленного производства, появлением генетических изолятов в результате фрагментации естественных биотопов и изменением генетической структуры популяций в связи с сокращением их численности (Вершинин, 1997; Mizgireuv et al. 1984; Ouellet et al. 1997; Flax and Borkin 1997; Flyaks and Borkin 2004; Некрасова и др. 2007; Lannoo, 2008).

Девиантные морфологические формы нередко называют терратами или аномалиями, хотя граница между нормой и отклонением довольно условна (Wolf,

1976). Если животное, имеющее внешние отклонения, жизнеспособно, способно достигнуть половозрелости, участвует в размножении и оставляет жизнеспособное, фертильное потомство (Борхвардт, 1983; Балахонов, 1990), то его вряд ли можно называть «уродом». Между нормой и аномалиями существует ряд форм, которые и составляют индивидуальную изменчивость (Коваленко, 2000).

По характеру проявления аномалии разделяют на «фоновые» и «массовые». «Массовыми» считают такие аномалии, при которых процент аномальных животных в данной выборке достаточно высок (находятся как минимум у половины особей). «Фоновыми аномалиями» считаются «варианты строения, отличные от нормы, но постоянно проявляющиеся на ее фоне в оптимальных условиях развития» (Коваленко, 2000). Поэтому фоновые аномалии не являются надежными индикаторами неблагоприятных условий развития, так как они не зависят от естественных лимитирующих факторов. Явление массовых аномалий, как и наличие фоновых отклонений (Коваленко, 2000) в популяциях амфибий не всегда является доказательством ухудшения состояния окружающей среды. Явление девиантных форм не всегда связано с неблагоприятными условиями развития (Коваленко, 2000). В связи с этим предложено понятие «естественные аномалии» (Коваленко, 1992), это аномалии, полученные без намеренного вмешательства в ход развития животных, такие аномалии проявляются у малой доли животных в популяции (Коваленко, 2000). Исследования Е.Е. Коваленко затрагивают изменчивость посткраниального скелета в оптимальных (или в близких к ним) условиях развития, то есть в лабораторных условиях (Коваленко, 1992). Важным моментом является то, что видоспецифичность как нормальных, так и аномальных вариаций складывается не только из некоторых отдельных признаков, а из их комбинаций (Коваленко, 2000).

Спектры и варианты аномальных форм лабораторных группировок и природных популяций будут существенно отличаться. Поэтому изучение аномалий в естественной, природной среде помогает оценить роль экологической составляющей процессов онтогенеза и их влияние на изменчивость, специфику

процессов адаптации и морфогенеза в условиях антропогенной дестабилизации среды (Вершинин, 2015). Исследуя полный спектр изменчивости и частоты всех реализованных вариантов, мы можем получить адекватное представление об особенностях процессов формообразования в изменяющихся условиях окружающей среды современных экологических систем.

В то же время анализ дистанцированности полных спектров отклонений позволяет найти различия в норме реакции видов и, кроме прочих причин, зависит от их филогенетических и ценогенетических особенностей (Vorobyeva, 1996; Вершинин, 2008, Вершинин, 2015). В преддверии биосферных кризисов незадолго до исчезновения группы организмов палеонтологами отмечается большое количество уклоняющихся от нормы девиантных форм. Это означает, что мы имеем дело с проявлением скрытой изменчивости в связи с входом группы в некогерентную фазу эволюции (Красилов, 1986, Вершинин, 2015). В условиях кризиса конкурентоспособность не имеет решающего значения. Поэтому возможно существование своего рода экспериментальных форм (Goldschmidt, 1982), которые в нормальных условиях вычеркиваются стабилизирующим отбором. Показано, что выпадение ряда факторов естественной смертности и отбор особей по наследственно обусловленным признакам нервной системы может приводить к появлению новых фенотипических особенностей, выходящих за пределы стандартного спектра морфологической изменчивости (Беляев, 1974, 1979; Вершинин, 2015). Это является одной из причин роста доли девиантных форм в популяциях, обитающих на селитебных территориях (Vershinin, 2005), а также свидетельствует о сходстве процессов урбанизации и доместикации. Чтобы оценить роль аномалий в эволюции, необходимы данные специальных исследований (Попов, 1999). Пределы формообразовательной потенции каждого из видов определяются его генетической спецификой и составляют норму реакции, которой и определяется потенциальный спектр изменчивости, в то время как реализованный спектр изменчивости определяется экологической составляющей процесса онтогенеза, которая его канализирует и формирует конечный спектр. Наблюдаемые у

изучаемых видов различия – результат реализации формообразовательного потенциала в меняющихся условиях среды. Результат зависит от экологической пластичности, толерантности, а также уровня выживаемости потомства на разных этапах жизненного цикла (эмбрионального, личиночного развития, прохождения метаморфоза) до момента завершения метаморфоза, специфики ценогенетических адаптаций и регуляторики. Известно, что канализация процесса морфогенеза в условиях антропогенной дестабилизации среды – результат сочетания формообразовательной потенции вида, адаптивного потенциала и варианта репродуктивной стратегии, реализуемой в условиях дестабилизации среды (Вершинин, 2015). Различия дефинитивных спектров девиаций во многом связаны со спецификой воспроизводства, выживаемостью потомства и результатом прохождения потенциального спектра аномалий через «экологическое сито» определенной среды. Встречаемость «фенодевиантов» в градиенте антропогенного ландшафта может быть использована при оценке адаптивных изменений аналогично слежению за приспособленностью популяции во времени по изменчивости полигенных признаков (Алтухов, 2003). Анализ спектров аномалий популяций, населяющих фоновые и загрязненные территории, по качественным и количественным характеристикам (сочетание спектра девиантных форм и их частот) показал, что этот подход наиболее информативен и хорошо отражает градиент антропогенной трансформации среды (Неустроева, Вершинин, 2011; Vershinin, 2005). Кроме того, аномалии могут служить маркерами таких негативных изменений, как инбридинговая депрессия, а также разбалансировок в коэволюционной системе паразит-хозяин (Вершинин, Неустроева, 2011; Вершинин, 2014 а; Вершинин, 2015).

Выделяют (внешние) наружные аномалии, которые выявляются при внешнем осмотре органов и частей тела животного. Также существуют внутренние аномалии, которые обнаруживают специальными гистологическими методами (Вершинин, 2015). Также аномалии отличаются по происхождению: онтогенетические, возникающие за счет изменений в экспрессии генов при внешних воздействиях окружающей среды, метилировании и другие,

генетические (наследственные) за счет изменения основной последовательности, то есть мутации, регенеративные (у хвостатых в течение всей жизни) (Вершинин, 2012), травматические – в результате нападения хищных животных или других внешних воздействий, паразитарные – за счет воздействия паразитов на развитие земноводного (инвазии метацеркариями трематод), а также как следствие различных болезней. Аномалии, возникающие в результате сбоев развития и атипичной регенерации, во многом определяются ингибированием или активацией поллютантами тиреоидной функции, что ведет к подавлению пролиферативных и формообразовательных процессов при развитии личинок амфибий и процессах регенерации (Вершинин, 1997; Замалетдинов, 2003).

Выявление конкретных причин появления отдельных девиантных форм сложно, поскольку морфозы и внешние проявления мутаций нередко фенотипически сходны. Аномалии могут быть генетически обусловлены (мутации) или спровоцированы целым рядом факторов (фенокопии) при их внешней схожести (Северцова, Северцов, 2001). Генетическую природу аномалий не всегда возможно доказать, во многих случаях она просто «продублирована» (Dubois, 1979). Не найдено прямой зависимости между типом аномалии и ее природой, то есть по фенотипу нельзя судить о наследственном или ненаследственном характере отклонений (Вершинин, 2015).

Различают аномалии разных этапов жизненного цикла амфибий: аномалии гамет, икры (кладок и яиц), эмбрионов, личинок, сеголеток и взрослых особей (дефинитивного облика).

Довольно большая доля уродств хвостатых вызвана аномальной регенерацией (у тритонов добавляются также кожные новообразования) (Вершинин, 1997). Устойчивость популяции обусловливается поддержанием определенного уровня разнородности, что отражается на изменчивости различных популяционных показателей. У взрослых тритонов зоны II отмечено лишь слабое (14,1%) перекрывание с зоной III, а животные зоны III очень сходны (92%) с контрольной популяцией. Это связано с тем, что только в условиях наиболее загрязненных местообитаний зоны многоэтажной застройки спектр

аномалий в популяциях обыкновенного тритона достаточно широк и представлен пятью различными вариантами, в зоне малоэтажной застройки – двумя, а в контроле и лесопарке – одним. Спектры аномалий взрослых и сеголеток зоны II не перекрываются, возможно, отмеченные варианты аномалий, встречающиеся у сеголеток, способствуют снижению жизнеспособности, при этом появляется пять других вариантов аномалий (Вершинин, 1997).

Причины увеличения частоты аномалий в популяциях земноводных на городской территории, с одной стороны, заключаются в росте их генетического своеобразия, обусловленного изоляцией и адаптивными процессами, с другой – в резком расширении спектра изменчивости, вызванного ростом возможных путей реализации формообразовательной потенции в условиях в высшей степени неоднородных условий изменчивой среды городских местообитаний. Спектр девиантных форм имеет генетическую основу и заложен в норму реакции вида (у одних видов он более узок, у других – шире), что отражает его экологическую пластичность (Вершинин, 1997).

Встречаемость различных вариантов морфологических аномалий у амфибий в популяциях, обитающих на территории городских агломераций, может отражать степень трансформированности среды, загрязненности мутагенами, канцерогенами и другими поллютантами, позволяет судить об экологической пластичности исследуемых видов, а также о протекающих в городских изолятах микроэволюционных процессах (Вершинин, 1997).

Так, для обыкновенного тритона отмечена полимеризация дистальных элементов конечностей – рост встречаемости поли- и схизодактилии (по старой терминологии – клинодактилии) у взрослых животных на урбанизированной территории, что, по-видимому, связано с аномальной регенерацией при синергическом действии таких факторов тератогенеза, как загрязнение, смена температурного режима и трематодная инвазия (Вершинин, 2012; 2014а, б). Популяции хвостатых амфибий, в отличие от других отрядов, сохраняют способность к регенерации в течение всей жизни и аккумулируют большое количество аномалий – онтогенеза, восстановления органов, новообразований.

Причем функциональная дезинтеграция морфогенеза в условиях урбанизации н загрязнения среды у представителей разных систематических групп хвостатых видоспецифична и разнонаправленна (Вершинин, 2014а, б).

1.6 Значение аномалий амфибий в биоиндикации

Некоторые авторы указывают на амфибий как на потенциальные объекты биоиндикации (Cooke, 1981; Tyler, 1989; Пястолова, 1989; Вершинин, 1996; Балахонов, 1990). На сегодняшний день нет достаточно хорошо разработанных методик использования аномалий амфибий для оценки качества среды. Вероятно, причина заключается в наличии различий между видами земноводных, приспособительных изменений в популяциях (Vershinin, Kamkina, 2001), географических, геохимических и некоторых других особенностей. Появление аномалий в популяциях земноводных пытаются использовать в целях биоиндикации механистически, тогда как феномены массовых отклонений известны и для популяций, населяющих экологически благополучные местообитания (Войткевич, 1965; Rostand, 1958). Сложность объяснения наблюдаемых явлений и отсутствие единой развитой методологии являются причиной представлений о том, что нельзя однозначно считать амфибий более эффективными, чем другие таксоны, для оценки состояния биоразнообразия или качества среды обитания (Beebee, Griffiths, 2005). Тем не менее, несмотря на различные мнения, популяции амфибий в естественных местообитаниях представляют собой чувствительные индикаторы комплексного изменения среды, оказывающего влияние на половую систему, выживаемость, стабильность онтогенеза, генетическую структуру, их экосистемные и коэволюционные связи (Вершинин, 2015). Сходства и различия в спектрах аномалий у близких видов и таксонов, а также их частоте и степени выраженности (пенетрантности и экспрессивности в случае мутаций) могут характеризовать норму реакции, наличие нескольких вариантов формообразовательной потенции, а также степень толерантности морфогенеза к дестабилизации среды. Характер ответа морфогенетической системы вида на популяционном уровне может определить

его судьбу (Вершинин, 2007) при быстрых (антропогенных) флуктуациях среды и в условиях глобальных изменений (Pounds, 2001).

Информация о конкретных спектрах и частотах морфологических аномалий имеет важное значение, выступая характеристикой локальной геохимической обстановки и здоровья среды (Вершинин и др., 2016, в печати).

Известно, что хвостатые амфибии чувствительны к химическому загрязнению (специфике геохимического фона) среды. Обыкновенный тритон входит в число официальных видов-биоиндикаторов. В основе индикации лежит высокая чувствительность кожи обыкновенного тритона к поллютантам. Специальный «тритоновый тест» отражает степень загрязнения среды канцерогенами (Плисс, Худолей, 1979).

Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1 Методика проведения наблюдений и измерений

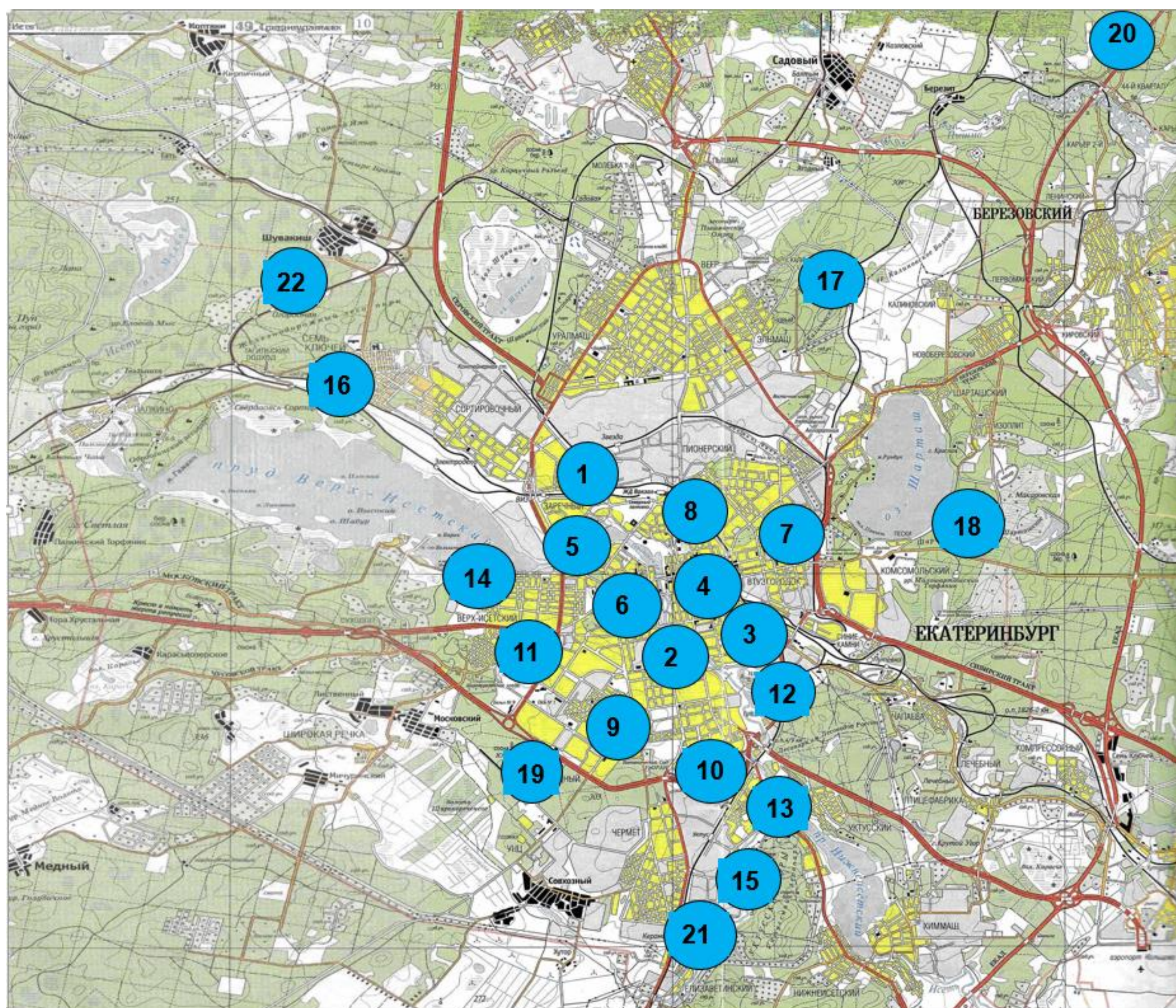
Сбор материала осуществлялся с конца апреля по сентябрь (2010–2015 гг.) на территории Екатеринбургской городской агломерации, а также прилегающих к ней территорий. Обследовано 39 местообитаний амфибий (рисунок 2.1), в 10 из которых отмечен обыкновенный тритон. Общий объем материала: 1345 животных, из них 982 взрослых, 363 сеголетка.

Отлов животных проводился вручную в водных и наземных местообитаниях, сеголетки отлавливались вскоре после завершения метаморфоза.

Учеты численности взрослых особей обыкновенного тритона проводились с применением индивидуального мечения, путем отрезания дистальных фаланг пальцев (Martof, 1953), а также с применением массовой метки (когда отрезается один палец целиком или частично) с повторными отловами. Используемый метод считается наименее дорогим способом мечения. Для его проведения требуется наличие хороших ножниц и этанола для их очистки. После отрезания фаланг пальцев проводилась обработка травмированных конечностей амфибий раствором перманганата калия. У хвостатых земноводных данная метка отчетливо заметна в течение 2–3 месяцев (регенерация после мечения длится более 6 месяцев (Griffiths, 1984). После мечения животные выпускались в том местообитании, где они были отловлены. Проведение повторных отловов через сутки после мечения позволяет определить их численность в данном местообитании по общепринятой формуле Петерсена-Линкольна (Petersen, 1896) с модификацией.

Для характеристики ряда местообитаний *L. vulgaris* составлены геоботанические описания.

Дополнительно использованы материалы из коллекции ИЭРиЖ УрО РАН (сборы В.Л. Вершинина), а также открытая база данных *Dryad* – http://dx.doi.org/10.5061/dryad.52j55.



1 – р. Ольховка; 2 – ул. Белинского; 3 – ул. Большакова; 4 – ул. Декабристов;
5 – ул. Крылова; 6 – ул. Куйбышева; 7 – ул. Первомайская; 8 – Харитоновский парк;
9 – ул. Ясная; 10 - Ботанический сад УрО РАН; 11- ост. Контрольная;
12 – ЦПКиО; 13 - ул. Самолетная; 14 - ул. Татищева (остановка Разъезд;
15 – р. Патрушиха; 16 – 7 ключей (Железнодорожный лесопарк);
17 – Калиновские разрезы;18 – Шарташский лесопарк;
19 – Юго-западный лесопарк; 20 – Режевской тракт; 21 – с. Мраморское;
22 – станция Огородная

Рисунок 2.1 – Расположение местообитаний *L. vulgaris*

Морфологические промеры взрослых животных и сеголеток проводились механическим и цифровым штангенциркулем Kraftool (Германия) с ценой деления 0,01 мм. Производились основные стандартные для хвостатых земноводных промеры тела (Терентьев, Чернов 1949; Банников и др., 1977; Терентьев, 1950):

– L. (Longitudo corporis) – длина туловища от конца морды до переднего края клоакальной щели;

– L. cd. (Longitudo caudae) – длина хвоста от переднего края клоакальной щели до конца хвоста;

– L. c. (Longitudo capitis) – длина головы от конца морды до заднего угла челюсти;

– P. a. (Pedes anteriores) – длина передней конечности от основания до кончика самого длинного пальца;

– P. p. (Pedes posteriores) – длина задней конечности от основания до кончика самого длинного пальца.

У половозрелых особей отмечали половую принадлежность. Всех животных просматривали на предмет наличия морфологических аномалий. Анализ спектра и частот аномалий проводили с использованием классификации внешних морфологических аномалий хвостатых амфибий, которая включает спектр следующих девиантных форм (Dubois, 1979; Tyler, 1989; Вершинин, 1989; Вершинин, 1997; Вершинин, 2012; Вершинин, 2014; Vershinin, 1995; Vershinin, 2002; Vershinin 2005; Вершинин, 2015):

1. Осевые аномалии:

а) девиации черепа: деформация костей черепа; б) аномалии глаз: анофтальмия (отсутствие глаза); микрофтальмия (редукция составляющих элементов глаза); нехарактерная пигментация радужины; депигментация радужины («black eye»); нарушение закладки хрусталика; помутнение хрусталика; аномалии роговицы глаза; редукция или отсутствие век; в) девиации позвоночника: сколиоз (лордоз, кифоз); искривление (деформация) хвоста; бифуркация хвоста. Существуют межвидовые и межпопуляционные отличия по числу метамерных структур посткраниального осевого скелета (Скоринов, Литвинчук, 2012; Lanza et al., 2010; Litvinchuk, Borkin, 2003).

2. Аномалии конечностей и их поясов: полимелия (дополнительные конечности); брахимелия (симметрично укороченные конечности); эктромелия (укороченные или отсутствующие отделы конечности); таумелия (сильное

нарушение плана строения); гемимелия (отсутствие или редукция дистальной части конечности); редукция пояса конечности; полидактилия; схизодактилия (разветвление пальцев); синдактилия (сросшиеся пальцы); брахидактилия (симметрично укороченные пальцы); эктродактилия (отсутствие части элементов в строении пальцев); олигодактилия (уменьшение числа пальцев).

3. Кожные покровы: необычные цветовые варианты окраски кожи (альбинизм, хромизм, меланизм); кожные новообразования (меланомы и другие).

4. Отеки: отек дна ротовой полости; отек брюшной полости; отек конечностей.

5. Грыжа (выпячивание органов за стенку тела): грыжа легкого; грыжа яичника; грыжа кишечника.

6. Отклонения в анатомии внутренних органов: сердца (гипертрофия, недоразвитие и пр.); легких (гипертрофия, недоразвитие и пр.); желудка (гипертрофия, недоразвитие и пр.); печени (отсутствие, аномальная или дополнительная доли печени); желчного пузыря (гипертрофия, недоразвитие и пр.); почек (непарные, асимметричные); гонад (непарные, асимметричные, гермафродитизм и пр.); кишечника.

7. Новообразования, опухоли.

Хочется отметить, что в основном применялись прижизненные методики обработки биологического материала. Взрослых животных после обследования выпускали в их местообитания.

Для расчета индексов печени и сердца по методу морфофизиологических индикаторов у сеголеток определяли массу тела, печени и сердца на торсионных весах Techniprot (Польша) с ценой деления 0,02 мг (Шварц, 1968).

Этикетированные пробы выдерживались в воде непродолжительное время для отмывания от фиксатора. Извлеченное из воды животное обсушивалось фильтровальной бумагой. Сеголеток подвергали вскрытию, этикетировали и фиксировали в 70%-м растворе этилового спирта.

Животных препарировали при помощи ножниц, скальпеля и бритвы. Самые мелкие экземпляры вскрывали под бинокуляром в чашке Петри в небольшом

объеме воды с помощью глазного скальпеля и препарировальных игл. С помощью пинцета извлекали весь желудочно-кишечный тракт, затем его препарировали по частям под бинокуляром. Сначала вскрывали желудок, затем кишечник. Содержимое каждого желудочно-кишечного тракта помещали в пробирку типа Эппендорф с небольшим количеством 70%-го этанола. Пробы с пищевыми комками этикетировали в соответствии с номером животного. Впоследствии материал из пробирок просматривали под бинокуляром МБС-10 с целью идентификации пищевых объектов. Беспозвоночных и их фрагменты, содержащиеся в пищеварительном тракте, отделяли от прочих непищевых объектов. Определение пищевых объектов проводили с использованием энтомологических определителей (Бей-Биенко, 1971; Мамаев, 1972; Кутикова, Старобогатов, 1977; Плавильщиков, 1994).

Кроме того, проведено сравнение спектров питания сеголеток *L. vulgaris* с совместно обитающими сеголетками *Salamandrella keyserlingii, Pelophylax ridibundus* и *Rana arvalis*. Во время разбора содержимого желудочно-кишечного тракта производили фотосъемку на цифровую камеру «Nikon Coolpix 5000».

Численность (N) взрослых особей обыкновенного тритона рассчитывали с помощью формулы, модифицированной Бейли (Bailey, 1951) (1):

$$\mathbf{N=M(n+1)/m+1} \qquad (1),$$

где M – число животных, пойманных, помеченных и выпущенных в первый день; n – число животных, пойманных во второй день; m – общее число меченых животных, пойманных во второй день.

Расчет перекрывания спектров питания производили по индексу Мориситы (Morisita; 1951) (2):

$$\mathbf{I(m)=} \frac{\mathbf{2*(\sum Pij* Pik)}}{\mathbf{\sum(P^2ij+P^2ik)}} \qquad (2),$$

где Pij - доля i-того компонента в диете j-ого вида; Pik – доля i-того компонента в диете k–того вида.

Дисперсионный анализ выполнен в программе Statistica for Windows 7.0.

Для оценки половой структуры *L. vulgaris* использовали критерий χ^2.

Дистанцированность спектров питания оценивали с помощью кластерного анализа (эвклидовы расстояния, метод полной связи). При анализе биоразнообразия пищевых объектов использован индекс доминирования Бергера-Паркера (Berger et al., 1970) (3):

$$\mathbf{d = N_{max} / N} \qquad (3),$$

где N – общее число особей, N_{max} – число особей самого обильного вида.

Индекс Бергера-Паркера рассчитан в программе PAST.

Температуру водоемов, являющихся местообитаниями тритонов измеряли ртутным термометром ТП-22 с ценой деления 0,5ºС.

Гидрохимические анализы нерестовых водоемов обыкновенного тритона выполнены в лаборатории физико-химических исследований Учебно-научного центра факультета геологии и геофизики Уральского государственного горного университета. Состояние основных нерестовых водоемов оценивали по следующим показателям: общая минерализация воды, содержание ионов Cl^-, SO_4^2, CO_3^{2-}, NO_2^-, NO_3^-, NH_4^+, K^+, Na^+, Mg^{2+}, Ca^{2+}, химическое потребление кислорода (ХПК), перманганатная окисляемость.

2.2 Характеристика мест исследования

Для проведения сравнительно-популяционного анализа амфибий, населяющих урбанизированные территории, была использована разработанная ранее (Вершинин, 1980) типизация городских ландшафтов, согласно которой, в зависимости от уровня антропогенного воздействия в пределах крупного промышленного города, выделены четыре зоны, к которым приурочены места обитания земноводных. Зональная принадлежность конкретного местообитания определяется главным образом не его топографическим положением, а степенью суммарной антропогенной трансформированности данного участка территории. Выделяют следующие зоны:

– I зона. Центральная часть города с многоэтажной застройкой, массивными асфальтовыми покрытиями, водоемами с сильным промышленным загрязнением, мелкими реками и ручьями, забранными в трубы. В данной зоне амфибии отсутствуют.

– II зона. Районы многоэтажной застройки с осваиваемыми территориями, пустырями, участками с открытыми почвами, малыми водоемами с высоким уровнем загрязненности.

– III зона. Малоэтажная застройка, в основном районы, занятые домами частного сектора с садами и огородами, пустыри, парки. Нередко биотопы этой зоны примыкают к лесопаркам.

– IV зона. Лесопарковый пояс города. Местообитания этой зоны находятся в основном под воздействием рекреационной нагрузки.

В качестве контрольной (К) была выбрана лесная территория в 30 км от г. Екатеринбурга, вблизи деревни Мраморское, а также серия водоемов на 23-м километре Режевского тракта, населенные сибирским углозубом, обыкновенным тритоном, серой жабой и остромордой и травяной лягушкой. Урбанистический градиент ежегодно подтверждается гидрохимическими анализами поверхностных вод.

2.2.1 Зона многоэтажной застройки

2.2.1.1 Водоем на берегу р. Исеть в районе ул. Декабристов

Одно из самых близких к центру города местообитаний. Водоем находится на правом берегу р. Исеть. Водоем открытый, средняя глубина – около 0,5 м. Питание водоема осуществляется за счет грунтовых, талых и дождевых вод. В настоящее время местообитание заселено озерной и остромордой лягушкой, а также обыкновенным тритоном. Общая площадь водоема около 300 м^2 (рисунок 2.2).

Из древесной растительности встречаются ивы (*Salix sp.*) и клен американский (*Acer negundo*), ясень (*Fraxinus sp.)*. Основные травянистые виды: череда трехраздельная (*Bidens tripartita*), полевица (*Agrostis sp.*), лютик едкий (*Ranunculus acris*), в воде – рогоз широколистный (*Typha latifolia*). По периметру

местообитания произрастает сорная растительность: полынь (*Artemisia sp*.), лопух большой (*Arctium lappa*), мать-и-мачеха (*Tussilago farfara*), пырей ползучий (*Elytrigia repens*).

Общая минерализация: 454–656 мг/дм^3, ХПК в среднем небольшое, 12 мг O_2/дм^3, уровень pH может быть довольно высоким – до 8,2 (щелочная среда).



Рисунок 2.2 – Зона многоэтажной застройки. Водоем на берегу р. Исеть в районе ул. Декабристов

2.2.1.2 Водоем на берегу р. Исеть в районе перекрестка ул. Большакова и ул. Белинского

Возник на месте отстойника, созданного при прошлых чистках реки несколько десятилетий назад. Поверхность воды находится на 3 м ниже уровня земли. Общая площадь водного зеркала около 1000 м^2. Водоем не затененный (рисунок 2.3). Питание водоема за счет талых, дождевых и грунтовых вод.

Из древесной растительности присутствуют ивы (*Salix sp*.), тополь душистый (*Populus suaveolens*) и тополь белый (*Populus alba*), клен американский (*Acer negundo*), береза (*Betula sp*.). Встречаются кусты малины (*Rubus idaeus*). Мелководные участки покрыты рогозом (*Typha latifolia*), берег у кромки воды покрыт частухой подорожниковой (*Alisma plantago-aquatica*), чередой трехраздельной (*Bidens tripartita*), горцем перечным (*Poligonum hydropiper*), осоками (*Carex sp*.), тростником (*Phragmites australis*). На более сухих и

возвышенных местах встречается тимофеевка луговая (*Phleum pratense*), мятлик (*Poa sp*.), полынь (*Artemisia sp*.), лопух паутинистый (*Arctium tomentosum*), иван-чай (*Chamaenerion angustifolium*), бодяк (*Cirsium vulgare*), желтушник (*Erysimum sp*.), подмаренник (*Gallium boreale*), донник (*Melilotus sp*.), лапчатка гусиная (*Potentilla anserina*), клевер (*Trifolium medium* и *T. pratense*), пырей (*Agropyron repens*), мышиный горошек (*Vicia cracca*); на вытаптываемых участках – клевер ползучий (*Trifolium repens*), щавель конский (*Rumex confertus*), одуванчик (*Taraxacum officinale*), мать-и-мачеха (*Tussilago farfara*), крапива двудомная (*Urtica dioica*), подорожник большой (*Plantago mayor*), пижма (*Tanacetum vulgare*). Высота прибрежного травостоя 0.35–0.4 м.

Высок уровень загрязненности свинцом (0.19 мг/ $дм^3$), маслами (до 4.18 мг/дм3), поверхностно-активными веществами (до 1.4 мг/ $дм^3$), сульфатами (158.66 мг/ $дм^3$). Значения показателя $БПК_5$ могут достигать 16.0–20.06 мг O_2/ $дм^3$. Общая минерализация высокая – 794–940 мг/ $дм^3$, ХПК в среднем небольшое, 32 мг O_2/ $дм^3$, уровень pH слабощелочной – до 7,6.

В данном местообитании встречались остромордая и озерная лягушка. В 2007 г. водоем был уничтожен.



Рисунок 2.3 – Зона многоэтажной застройки. Водоем на берегу р. Исеть в районе перекрестка ул. Большакова и ул. Белинского (фото В.Л. Вершинина)

2.2.1.3 Водоем на берегу р. Исеть в районе ул. Куйбышева

Одно из самых близких к центру города местообитаний. Водоем находится на 3–4 м ниже поверхности земли. Водоем не затенен, средняя глубина около 0,5 м (рисунок 2.4). С 1990 г. в связи с «окультуриванием» водоема существовавшее растительное сообщество было разрушено. На данный момент времени из древесной растительности встречаются ивы (*Salix sp.*) и клен американский (*Acer negundo*), ясень (*Fraxinus sp.)*. Основные травянистые виды – череда трехраздельная (*Bidens tripartita*), полевица (*Agrostis sp*.), лютик едкий (*Ranunculus acer*), лапчатка гусиная (*Potentilla anserina*), кроме того, появился клевер (*Trifolium pratense и T. repens)*. Широко представлена сорная растительность: полынь (*Artemisia sp*.), лопух паутинистый (*Arctium tomentosum*), мать-и-мачеха (*Tussilago farfara*), пырей ползучий (*Agropyron repens*), иван-чай (*Chamaenerion angustifolium*), пастушья сумка (*Capsella bursa-pastoris*), бодяк (*Cirsium vulgare*), крапива двудомная (*Urtica dioica*), марь белая (*Chenopodium album*) и пустырник сердечный (*Leonurus cardiaca*). Общая площадь водоема сократилась до 70–80 $м^2$.

Питание водоема осуществлялось за счет грунтовых, талых и дождевых вод. Отмечается высокий уровень загрязненности детергентами (до 1.2 мг/ $дм^3$), а также сульфатами (153.7–249.61 мг/ $дм^3$) и маслами (6.67 мг/ $дм^3$), $БПК_5$ может достигать 5.54 мг O_2/дм3. Общая минерализация высокая, до 840 мг/ $дм^3$, что характерно для зоны многоэтажной застройки, уровень pH может быть довольно высоким (щелочная среда) – до 8,0.

Местообитание было заселено озерной лягушкой, а также обыкновенным тритоном.

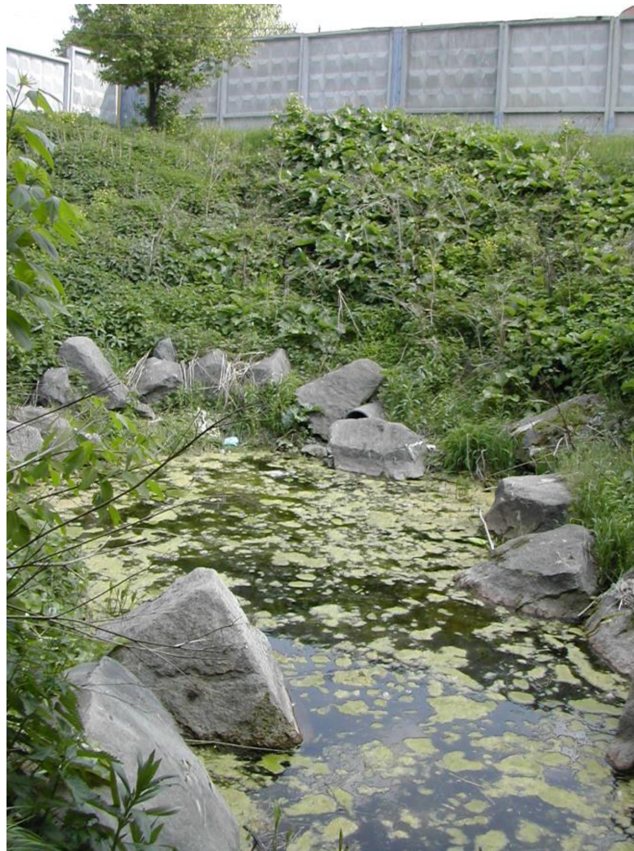


Рисунок 2.4 – Зона многоэтажной застройки. Водоем на берегу р. Исеть в районе ул. Куйбышева (фото В.Л. Вершинина)

2.2.1.4 Берег р. Исеть в районе ул. Крылова

Водоемы расположены на выходе ул. Крылова к р. Исеть и отделены от реки дамбой из мартеновского шлака. Уровень воды в водоемах примерно на 5 м выше уровня воды в реке. В связи с установкой боксовых гаражей часть территории местообитания была засыпана кучами строительного мусора и грунта, что обеспечило резкую разницу увлажнения поверхности куч и понижений, постоянно залитых водой.

На территории местообитания находились 2 водоема с площадями около 400, 200 м^2 и средней глубиной 0.5 м. Водоемы незатененные и хорошо прогреваемые. Исследовали водоем № 1 (рисунок 2.5). Из древесной растительности присутствуют ивы (*Salix sp.*) и клен американский (*Acer negundo*), тополь серебристый (*Populus alba*), облепиха крушиновидная (*Hyppophae rhamnoides*). Произрастает рогоз широколистный (*Typha latifolia*). Берег у самой воды покрыт частухой подорожниковой (*Alisma plantago-aquatica*), осокой (*Carex

sp.), тростником южным (*Phragmites australis*). Насыпи густо проросли сорной растительностью: полынью (*Artemisia sp*.), пустырником сердечным (*Leonurus cardiaca*), бодяком обыкновенным (*Cirsum vulgare*), иван-чаем узколистным (*Chamaenerion angustifolium*), мать-и-мачехой (*Tussilago farfara*), щавелем конским (*Rumex confertus*), донником (*Melilotus sp*.), несколькими видами клевера (*Trifolium repens, T.medium, T.pratense*), пыреем ползучим (*Agropyron repens*), тимофеевкой луговой (*Phleum pratense*), подорожником большим (*Plantago mayor*), одуванчиком лекарственным (*Taraxacum officinale*), крапивой двудомной (*Urtica dioica*), лопухом большим (*Arctium lappa*) лапчаткой гусиной и серебристой (*Potentilla anserina* и *P. argentata*), льнянкой обыкновенной (*Linaria vulgaris*), а также щучкой дернистой (*Deschampsia caespitosa*), желтушником (*Erysimum sp*). Высота прибрежной растительности 0.45 м.

Питание водоемов за счет талых и дождевых вод, а также родников. В воде высокое содержание экстрагируемых веществ, нефтепродуктов и сульфат-ионов (5.69, 4.17 и 114.2 мг/ дм^3 соответственно), значение БПК$_5$ может превышать 3.75 мг O_2/ дм^3. Общая минерализация очень высока –1838 мг/ дм^3, уровень pH может быть довольно высоким (слабощелочная среда) до 7,8.

Местообитание было заселено обыкновенным тритоном и остромордой лягушкой, встречались отдельные особи травяной и озерной лягушек. В 2007 г. водоемы были уничтожены.



Рисунок 2.5 – Зона многоэтажной застройки. Водоем вблизи ул. Крылова (фото В.Л. Вершинина)

2.2.1.5 Пруд на р. Ольховке в районе ул. Машинистов и ул. Каляева

Пруд существует с прошлого века. Практически вся река находится в подземном коллекторе. Ольховка загрязняется сбросами Екатеринбургского комбината шампанских вин, воинской части, базы УПТК, УЗТМ. По данным областной санэпидстанции в 1980 г. отмечалось загрязнение пруда двумя пестицидами (ДДВФ – 0,05 мг/ дм^3 и фосфамидом – 0,025 мг/ дм^3). Официально запрещено использование воды из реки для хозяйственных и бытовых нужд.

Площадь водного зеркала около 1200 м^2. Водоем не затенен, вода относительно холодная, проточная (среднемесячная температура июня на 4,3-6,6°С ниже, чем в других водоемах этой зоны) (рисунок 2.6).

До 1993 года заболоченная полоса травянистой растительности шириной 3-4 м и высотой травостоя в среднем 0,66 м была ограничена с одной стороны кромкой воды, с другой – плотным разновозрастным насаждением тополя душистого (*Populus suaveolens*). Изредка встречались отдельные экземпляры ивы (*Salix sp*.) и клена американского (*Acer negundo*). Основные травянистые виды – тимофеевка луговая (*Phleum pratense*), мятлик болотный (*Poa palustris*), череда трехраздельная (*Bidens tripartita*), хвощ полевой (*Equisetum arvense*). Отдельными пятнами были сосредоточены рудеральные виды: крапива двудомная (*Urtica dioica*), мать-и-мачеха (*Tussilago farfara*), лопух паутинистый (*Arctum tomentosum*), бодяк (*Cirsium vulgare*). Эти пятна соответствовали более сухим участкам берега. Мелководье занимает рогоз (*Typha latifolia*), осоки (*Carex sp*.), белокрыльник (*Calla palustris*), на поверхности воды ряска (*Lemna minor*).

Содержание экстрагируемых веществ и нефтепродуктов высоко, концентрация синтетических поверхностно-активных веществ от 0,402 до 4,2 мг/ дм^3, БПК$_5$ 3,65-16,2 мг O_2/ дм^3, общая минерализация – 116 – 250 мг/ дм^3, pH -6,5 - концентрация сульфат-ионов на порядок выше, чем в других зонах.

До 1984 г. здесь обитало 3 вида земноводных - обыкновенный тритон, остромордая и озерная лягушки. В 1984 году популяция обыкновенного тритона (*L. vulgaris*) исчезла, т.к. был спущен пруд. В 1993 г. растительное сообщество и

животное население местообитания уничтожено при реконструкции поймы реки Исети.



Рисунок 2.6 – Зона многоэтажной застройки. Водоем пруд на р. Ольховка (фото В.Л. Вершинина)

2.2.1.6 Водоемы на р. Исеть в вблизи ЦПКиО

Территория ЦПКиО на левом берегу р. Исети. На исследуемом участке располагалось четыре водоема с площадями водного зеркала около 16, 5, 5, 35 м^2 и средней глубиной 0,5 м (водоем №3 – рисунок 2.7). Водоемы находились на 4-5 м выше уровня реки, на пустыре, служившем местом свалки отходов завода химреактивов, а затем оптико-механического завода. Происхождение водоемов техногенное. Близость реки, а также ручья, впадающего в нее, обусловливали заболоченность территории. Древесная компонента представлена густой (до 3000 экземпляров на 1 га) порослью ивы (*Salix sp.*), березы (*Betula sp.*) реже тополя (*Populus sp.*), главным образом 13-20 летнего возраста. Травяной покров плотный, представлен в основном злаками: тростником южным (*Phragmites australis*) и лисохвостом коленчатым (*Alopecurus geniculatus*) в более увлажненных местах; тимофеевкой луговой (*Phleum pratense*) в сухих участках. В меньшей степени отмечены мятлик (*Poa sp.*), рогоз широколистный (*Typha latifolia*), осока (*Carex

sp.), частуха подорожниковая (*Alisma plantago-aquatica*), череда (*Bidens sp*.), хвощ полевой (*Equisetum arvense*); на наиболее возвышенных и сухих участках – полынь (*Artemisia sp*.), тысячелистник (*Achillea millefolium*). Средняя высота травостоя 0,5 м.

Питание водоемов за счет талых и дождевых вод. Водоемы хорошо прогреваются и к концу июня–началу июля пересыхают. Содержание нефтепродуктов и экстрагируемых веществ в воде высокое (4,0 и 5,15 мг/ дм^3), БПК$_5$ 1,32–2,8 мг O_2/ дм^3.

Ранее здесь отмечалось 4 вида амфибий: обыкновенный тритон, остромордая и травяная лягушки, а также отдельные особи озерной лягушки.

В 1983 г. в непосредственной близости от местообитания сделан дренаж, что вызвало изменение гидрологического режима водоемов и как следствие привело к исчезновению обыкновенного тритона (*Lissotriton vulgaris*) и к тому, что успешное воспроизводство бурых лягушек (главным образом остромордой) осуществлялось не каждый год. С 1999 года не существует – уничтожен в результате строительства.



Рисунок 2.7 – Зона многоэтажной застройки. Центральный парк культуры и отдыха. Водоем № 3 (фото В.Л. Вершинина)

2.2.2 Зона малоэтажной застройки

2.2.2.1 Водоем около ул. Татищева (ост. Разъезд)

Водоем техногенного происхождения расположен в пойме Верх-Исетского пруда в 60 м от левого берега; с другой стороны – поляна, в 15 м проходит железная трамвайная дорога. На этой территории находится 1 водоем площадью около 20 $м^2$ и глубиной около 0,5 м (рисунок 2.8). Возвышенные участки поймы либо окультурены (посадки картофеля, огороды), либо заросли сорными видами: иван-чаем (*Chamaenerion angustifolium*), полынью (*Artemisia sp*.), мать-и-мачехой (*Tussilago farfara*), лопухом (*Arctium lappa*), крапивой (*Urtica dioica*). В понижениях скапливается значительное количество воды, не высыхающей в течение лета. Редкая древесная растительность представлена отдельными экземплярами ивы (*Salix sp*.), малины (*Rubus idaeus*) по берегам водоема. Высота прибрежной растительности около 0,5 м. Берег у кромки воды заселен главным образом массивными группировками подмаренника белого (*Gallium album*) и рогоза (*Typha latifolia*) с примесью тростника (*Phragmites australis*), частухи подорожниковой (*Alisma plantago-aquatica*), камыша (*Scirpus sp*.), нескольких видов осоки (*Carex sp*.), в воде встречается два вида ряски: ряска трёхдольная (*Lemna trisulca*), ряска малая (*Lemna minor*). На более сухих местах встречаются вейник (*Calamagrostis sp*.), одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale*), щучка дернистая (*Deschampsia caespitosa*), пижма (*Tanacetum vulgare*), щавель конский (*Rumex confertus*), подорожник большой (*Plantago major*), лютик едкий (*Ranunculus acris*), клевер (*Trifolium repens, T. medium, T. pratense*), мышиный горошек (*Vicia cracca*), земляника зеленая (*Fragaria viridis*). Высота травостоя около 0,45 м.



Рисунок 2.8 – Зона малоэтажной застройки. Водоем около ул. Татищева (остановка Разъезд)

Общая минерализация –818 – 962 мг/ дм^3, ХПК в среднем небольшое, 10 мг O_2/ дм^3, уровень pH может быть довольно высоким (слабо - щелочная среда) до 7,8.

В местообитании встречается рыба – серебряный карась (*Carassius gibelio*), обыкновенный тритон, остромордая, озерная (обнаружена в 2015) лягушки.

2.2.2.2. Водоем около ул. Самолетной

Водоем техногенного происхождения расположен в пойме реки Исеть в 300 м от левого берега; в 150 м с другой стороны – остатки соснового леса, в 200 м проходит железная дорога. На этой территории находится 1 водоем площадью около 100 м^2 и глубиной около 0,5 м (рисунок 2.9). Водоем хорошо прогревается. Питание – талые, дождевые и грунтовые воды.

Возвышенные участки поймы либо окультурены (посадки картофеля, огороды), либо заросли сорными видами: иван-чаем (*Chamaenerion angustifolium*), полынью (*Artemisia sp*.), мать-и-мачехой (*Tussilago farfara*), лопухом паутинистым (*Arctium tomentosum*), пижмой (*Tanacetum vulgare*), бодяком (*Cirsum vulgare*). В понижениях скапливается значительное количество воды, не высыхающей в течение лета. Редкая древесная растительность представлена

отдельными экземплярами ивы (*Salix sp*.) по берегам водоема. Высота прибрежной растительности около 0,5 м. Берег у кромки воды заселен главным образом массивными группировками череды трехраздельной (*Bidens tripartita*) и рогоза широколистного (*Typha latifolia*) с примесью тростника южного (*Phragmites australis*), частухи подорожниковой (*Alisma plantago-aquatica*), камыша (*Scirpus sp*.), нескольких видов осоки (*Carex sp*.), лисохвоста коленчатого (*Alopecurus geniculatus*). На более сухих местах встречаются вейник (*Calamagrostis sp*.), марь белая (*Chenopodium album*), щучка дернистая (*Deschampsia caespitosa*), желтушник (*Erysimum sp*.), борщевик (*Heracleum sp*.), донник (*Melilotus sp*.), подорожник большой (*Plantago mayor*), горец перечный (*Poligonum hydropiper*), птичья гречиха (*Polygonum aviculare*), лютик едкий (*Ranunculus acris*), клевер (*Trifolium repens, T. medium, T. pratense*), мышиный горошек (*Vicia cracca*). Высота травостоя около 0,45 м.

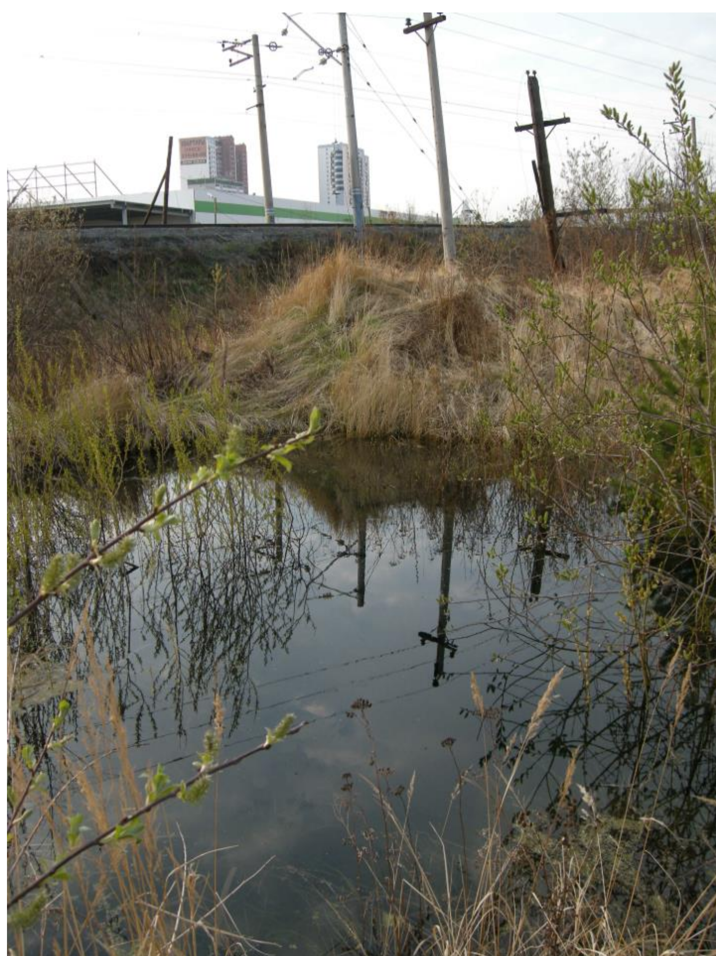


Рисунок 2.9 – Зона малоэтажной застройки. Водоем около ул. Самолетной (фото В.Л. Вершинина)

Общая минерализация –136 – 254 мг/ дм^3, уровень pH может быть довольно слабокислым – до 6,8.

В местообитании встречается сибирский углозуб, обыкновенный тритон, остромордая лягушка, а также отдельные особи травяной и озерной лягушек.

2.2.2.3 Центральный парк культуры и отдыха

Старица р. Исеть в южной части ЦПКиО, граничащая с остатками деградированного сосняка. Разделена грунтовой насыпью на 2 части: малая площадью около 500 м^2, большая – около 5000 м^2. Глубина малого водоема до 0,8 м, большого – около 2 м. Водоемы открытые, хорошо прогревающиеся (рисунок 2.10).

Древесная растительность – сосна (*Pinus sylvestris*), береза (*Betula pubescens*), ива (*Salix sp*.), тополь бальзамический (*Populus balsamifera*).

Травянистые виды: тимофеевка луговая (*Phleum pratense*), полевица (*Agrostis sp*.), астрагал датский (*Astragalus danicus*), мышиный горошек (*Vicia cracca*) ;. Рудеральные виды: лопух (*Arctium lappa*), пижма (*Tanacetum vulgare*), полынь (*Artemisia sp*.), мать-и-мачеха (*Tussilago farfara*), бодяк обыкновенный (*Cirsum vulgare*). Околоводная растительность: тростник южный (*Phragmites australis*), рогоз широколистный (*Typha latifolia*), частуха подорожниковая (*Alisma plantago-aquatica*), череда (*Bidens tripartita)*, горец перечный (*Poligonum hydropiper*), лисохвост (*Alopecurus sp.*). Высота травостоя 0,5 – 0,6 м.

Общая минерализация –264 – 360 мг/ дм^3, ХПК в среднем небольшое, 16 мг O_2/ дм^3, уровень pH нейтральный 7,0.

Видовой состав амфибий: обыкновенный тритон, остромордая и озерная лягушки.



Рисунок 2.10 – Зона малоэтажной застройки. Центральный парк культуры и отдыха. Водоем № 1 (фото В.Л. Вершинина)

2.2.2.4 Местообитание вблизи ост. Контрольная

Изучали выборки животных, проходивших развитие в двух соседних водоемах из одного местообитания (Контрольная 2, 3, рисунки 2.11, 2.12). Указанная территория расположена на выезде из города по старому московскому тракту (западная окраина). Древесная компонента представлена сильно деградированным смешанным сосновым лесом. Из древесной растительности присутствует тополь бальзамический (*Populus balsamifera*), клен американский (*Acer negundo*). Водоемы представляют собой старые гранитные выработки, местами окруженные зарослями ивняка площадью 120, 300 и 700 м^2. В подросте рябина (*Sorbus aucuparia*), береза (*Betula sp.*). В кустарничковом ярусе присутствуют в большом количестве рябина, местами встречаются малина (*Rubus idaeus*) с черемухой (*Padus racemosa*). Травянистый ярус не богат по видовому составу: очень много злаков, вейник (*Calamagrostis sp.*),, пырей ползучий (*Agropyron repens*), земляника зелёная (*Fragaria vesca*), клевер (*Trifolium montana, T. repens, T. medium, T. pratense*), костяника (*Rubus saxatilis*), одуванчик

лекарственный (*Taraxacum officinale*), мать и мачеха (*Tussilago farfara*), крапива двудомная (*Urtica dioica*), лопух паутинистый (*Arctium tomentosum*), льнянка (*Linaria vulgaris*), донник (*Melilotus sp*.), герань луговая (*Geranium pratense*), мышиный горошек (*Vicia cracca*), лапчатка серебристая (*Potentilla argentea)*, подмаренник (*Gallium album*), звездчатка (*Stellaria sp.)*, вероника (*Veronica*), таволга вязолистная (*Filipendula ulmare*), манжетка (*Alchimilla sp*.), брусника (*Vaccinium vitis-idaea*). Также присутствует моховой слой. У уреза воды – череда (*Bidens tripartita)*, горец перечный (*Poligonum hydropiper*), рогоз (*Typha latifolia*).

Общая минерализация –206 мг/ дм^3, БПК$_5$ в среднем небольшое, 1,45 мг O_2/дм^3, уровень pH нейтральный 7.

Высота прибрежной растительности 0.5 м. Видовой состав амфибий: сибирский углозуб, обыкновенный тритон, остромордая лягушка.

В настоящее время водоем разрушен из-за хозяйственной деятельности человека.



Рисунок 2.11 – Зона малоэтажной застройки. Водоем 2 в местообитании Контрольная (фото В.Л. Вершинина)



Рисунок 2.12 – Зона малоэтажной застройки. Водоем 3 в местообитании Контрольная (фото В.Л. Вершинина)

2.2.3 Лесопарковая зона

2.2.3.1 Шарташский лесопарк

Водоемы этого участка можно разделить на две группы: первая – два водоема (№ 1, № 2) техногенного происхождения (заброшенные выработки), слабо прогревающиеся, площадью от 60 до 100 м^2 и глубиной 0,6–0,7 м; во второй группе один водоем (№ 3) площадью около 500 м^2, глубиной 0,5 м, достаточно обособленный от других, распадающийся в засушливые годы на несколько частей. Происхождение водоема № 3 техногенное (заброшенный карьер), прогреваемость значительная.

Все три водоема, значительно пересыхающие к концу лета, расположены в разнотравно-злаковом сосново-березовом лесу 60–80-летнего возраста с небольшой примесью тополей, подсаженных парковой службой. На расстоянии 30–50 м от водоемов находится заболоченная пойма ручья, впадающего в озеро Шарташ. В последние годы в связи с сокращением площади лесопарка и изменением гидрологического режима ручей существует лишь в период

интенсивного снеготаяния. Для всех водоемов характерно засорение бытовым мусором.

Неплохо развитый подлесок состоит из рябины (*Sorbus aucuparia*), шиповника (*Rosa sp*.), малины (*Rubus idaeus*), ракитника русского (*Chamaecytisus ruthenicus*). Основу травяного яруса составляют злаки: полевица (*Agrostis sp*.) и мятлик (*Poa sp*.). Богатое видами разнотравье представлено несколькими видами клевера (*Trifolium sp*.), геранью луговой (*Geranium pratense*), манжеткой (*Alchemilla sp*.), большим подорожником (*Plantago major*), мать-и-мачехой, одуванчиком лекарственным (*Taraxacum officinale*), поповником обыкновенным (*Leucanthemum vulgare*), таволгой вязолистной (*Filipendula ulmare*), ягодными кустарничками и др. Околоводная растительность: частуха подорожниковая (*Alisma plantago-aquatica)*, череда трехраздельная (*Bidens tripartita)*, хвощ (*Equisetum sp.)*. Высота берегового травостоя 0,23 м. Питание водоемов за счет талых, дождевых и грунтовых вод.

Водоем № 7 (рисунок 2.13, 2.14) расположен в неглубокой чаше заброшенного гранитного карьера на берегу озера Шарташ.



Рисунок 2.13 – Лесопарковая зона. Шарташский лесопарк. Водоем № 7 (2011 г.)



Рисунок 2.14 Лесопарковая зона. Шарташский лесопарк. Водоем № 7 (2016 г.) (фото В.Л. Вершинина)

Здесь также наблюдается замусоривание бытовыми отходами. Иногда водоем используется для мытья автомашин (2011), начиная с 2014 года испытывает мощную рекреационную нагрузку с разрастающейся инфраструктурой.

Берега карьера поросли взрослым олуговелым сосняком, который находится в весьма угнетенном состоянии в связи со значительной рекреационной нагрузкой. Растительность располагается по склонам и в углублениях скалы, заполненных почвой, в некоторых углублениях скапливается вода, к концу июля водоем пересыхает. Дно водоема гранитное.

Из древесных видов преобладает ива (*Salix caprea, S. myrsinifolia, S. triandra*), в меньшем количестве встречаются экземпляры молодых тополей (*Populus balsamifera*), сосен (*Pinus sylvestris*), берез (*Betula sp*.). Местами расположены куртины малины (*Rubus idaeus*). Травянистые растения подразделяются на две группировки. По склону карьера сосредоточены сорные виды: крапива двудомная (*Urtica dioica*), пырей ползучий (*Agropyron repens*),

паслен сладко-горький (*Solanum dulcamara*), осот полевой (*Sonchus arvensis*), полынь (*Artemisia absintium, A. sieversiana, A. vulgaris*), пустырник сердечный (*Leonurus cardiaca*), одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale*), подорожник большой (*Plantago major)*. Увлажненные участки дна карьера поросли полевицей (*Agrostis sp*.), клевером ползучим (*Trifolium repens)*, звездчаткой (*Stellaria sp.)*, незабудкой (*Myosotis sp.)*, чередой трехраздельной (*Bidens tripartita)*, осокой (*Carex acuta, C. leporina*), частухой подорожниковой (*Alisma plantago-aquatica*) и лисохвостом (*Alopecurus sp.*). Высота прибрежного травостоя 0,36 м.

Общая минерализация 454–656 мг/ дм^3, ХПК в среднем небольшое, 8 мг O_2/ дм^3, уровень pH может быть довольно низким (кислая среда) до 5,6, однако чаще он является нейтральным до 6,8.

Видовой состав амфибий во всех участках лесопарка одинаковый и состоит из сибирского углозуба, обыкновенного тритона, остромордой лягушки, с 2014 г. в водоеме № 7 появляются отдельные особи озерной лягушки.

2.2.3.2 Лесопарк «Калиновские разрезы»

Два водоема расположены в северной части лесопарковой зоны города. Представляют собой затопленные старые выработки. Площадь водного зеркала первого водоема около 150 м^2, глубина 0,5 м, второго водоема – 600 м^2 и 1,5 м соответственно.

Водоем № 1 (рисунок 2.15) расположен в чистом сосновом одноярусном насаждении 60 – 80-летнего возраста. Тип растительности – сосняк злаковый с примесью ягодных кустарничков. Подлесок представлен березовым подростом, ракитником русским (*Chamaecytisus ruthenicus*), рябиной (*Sorbus aucuparia*) а также ивой (*Salix sp.*) по краю водоема. Травяной ярус сосняка сильно изрежен и местами полностью вытеснен хвойным опадом. Основными видами являются вейник (*Calamagrostis sp*.), черника (*Vaccinium myrtillus*), земляника зелёная (*Fragaria vesca*), клевер горный (*Trifolium montana*), подорожник большой (*Plantago major*). Кроме того, встречаются хвощ лесной (*Equisetum sylvaticum*), папоротник орляк (*Pterygium aquilinum*), костяника (*Rubus saxatilis*), брусника (*Vaccinium vitis-idaea*), гравилат речной (*Geum rivale*). Склон водоема высотой

около 1 м покрыт лапчаткой гусиной (*Potentilla anserina*), лапчаткой прямостоячей (*P. erecta*), подорожником большим и средним (*Plantago major, P. medium*), ближе к воде располагаются осока (*Carex sp.*), камыш (*Scirpus sp.*), лютик едкий (*Ranunculus acris*). Высота прибрежного травостоя 0,2 м.



Рисунок 2.15 – Лесопарковая зона. Лесопарк «Калиновские разрезы». Водоем № 1 (фото В.Л. Вершинина)

Зеркало воды чистое, к концу июля водоем сильно пересыхает. Водоем сильно затенен, прогревается слабо, питание осуществляется за счет талых и дождевых вод.

Водоем № 2 представляет собой небольшой пруд, образовавшийся при пересечении ручья асфальтированной парковой дорогой. Характер и тип леса тот же – сосняк разнотравно-злаковый с кустарничками, но в месте впадения в пруд ручья лес рассечен пойменным заболоченным злаково-разнотравным лугом. Незаболоченные склоны водоема сильно вытоптаны, покрыты редким травостоем, по составу идентичным описанному на первом водоеме. Только в месте впадения ручья сохранилась менее угнетенная растительность, представленная в основном злаками (влажная кочковатая луговина). В воде

вблизи от этого места растет тростник (*Phragmites australis*). Остальная часть зеркала чистая. Водоем хорошо прогревается. Общая минерализация –204 – 276 мг/ дм^3, ХПК, 14,4 - 54 мг O_2/ дм^3, уровень pH может слабо кислый – 6,8.

Во всех участках здесь встречается сибирский углозуб, обыкновенный тритон, остромордая лягушка. С 1998 года отмечается озерная лягушка. С 2016 года отмечается серая жаба (*Bufo bufo*).

2.2.3.3 Юго-Западный лесопарк

Два водоема («Длинный» – № 1 и «Круглый» – № 2) расположены в юго-западной части лесопаркового пояса города, примыкающей к району Академический. Представляют собой затопленную старую выработку и небольшой гранитный карьер. Площадь водного зеркала первого водоема около 250 м^2, глубина 0,6 м, второго водоема – 3000 м^2 и 0,5 м соответственно. Водоем № 1 (рисунок 2.16) расположен в сосновом одноярусном насаждении 50–60-летнего возраста.



Рисунок 2.16 – Лесопарковая зона. Юго-Западный лесопарк. Водоем № 1 (фото В.Л. Вершинина)

Тип растительности – сосняк злаковый с примесью ягодных кустарничков. Подлесок в основном состоит из березового подроста, ракитника русского (*Chamaecytisus ruthenicus*), ивы (*Salix sp.*) по периметру водоема. Основными видами являются вейник (*Calamagrostis sp*.), черника (*Vaccinium myrtillus*), земляника зелёная (*Fragaria vesca*), клевер горный (*Trifolium montana*), подорожник большой (*Plantago major*). Кроме того, встречаются хвощ лесной (*Equisetum sylvaticum*), папоротник орляк (*Pterygium aquilinum*), костяника (*Rubus saxatilis*), брусника (*Vaccinium vitis-idaea*). Склон водоема высотой около 1 – 1,5 м, покрыт тимофеевкой луговой (*Phleum pratense*), полевицей (*Agrostis sp.*), лютиком едким (*Ranunculus acris*), у кромки воды осоками (*Carex sp*.), чередой трехраздельной (*Bidens tripartita*). Питание водоема за счет талых, дождевых и грунтовых вод.

Водоем № 2 – «Круглый» (рисунок 2.17) расположен на месте заброшенного гранитного карьера.

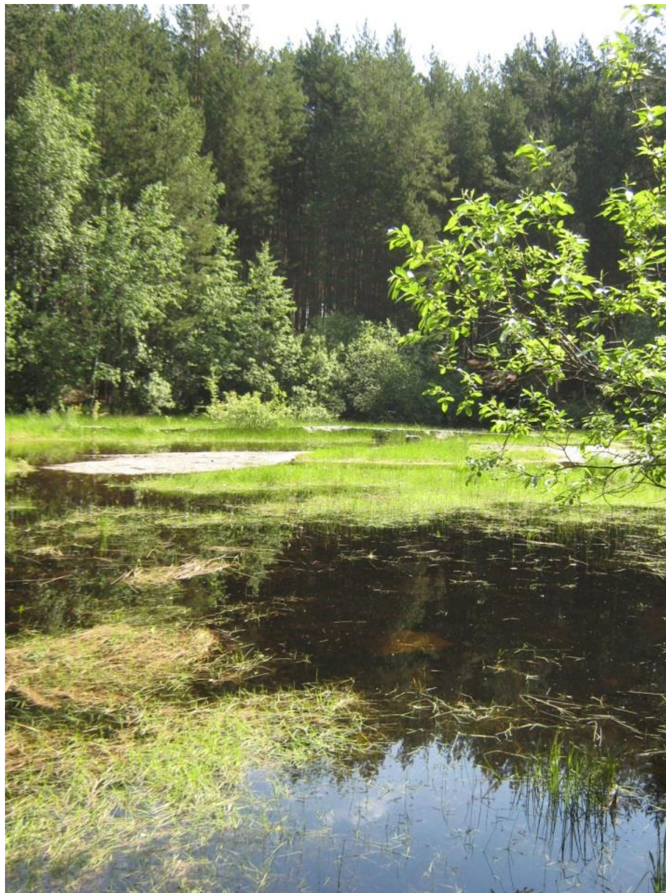


Рисунок 2.17 – Лесопарковая зона. Юго-Западный лесопарк. Водоем № 2 (фото В.Л. Вершинина)

Берега карьера поросли взрослым сосняком. Дно водоема гранитное, растительность здесь располагается по склонам и в углублениях скалы, заполненных почвой.

Из древесных видов преобладают ивы (*Salix sp.*), в меньшем количестве встречается сосна (*Pinus sylvestris*), береза пушистая (*Betula pubescens*). Травянистые растения представлены полевицей (*Agrostis sp.*), лапчаткой гусиной (*Potentilla anserina*), мать-и-мачехой (*Tussilago farfara*), частухой подорожниковой (*Alisma plantago-aquatica*), осоками (*Carex sp.*), чередой трехраздельной (*Bidens tripartita*), полевицей (*Agrostis sp.*), камышом (*Scirpus sp.*), лютиком едким (*Ranunculus acris*). Высота прибрежного травостоя доходит до 0,4 м.

Общая минерализация водоемов – 48,5 – 98 мг/ дм^3, ХПК в среднем небольшое, 5,6 мг O_2/ дм^3, уровень pH слегка щелочной - 7,7.

Видовой состав амфибий во всех участках лесопарка одинаковый и представлен сибирским углозубом, обыкновенным тритоном, остромордой лягушкой.

2.2.4 Загородный контрольный участок

2.2.4.1 Деревня Мраморское

Водоем техногенного происхождения. Расположен в 40 метрах от дороги, в лесу с преобладанием *Pínus sylvestris*, сильно затенен. Водоем около 15 метров в длину, ширина порядка 6 метров, максимальная глубина 1м.20см (рисунок 2.18). Почва в водоеме глинистая.

В воде несколько видов осок (*Carex sp.*), частуха подорожниковая (*Alisma plantago-aquatica*), камыш лесной (*Scirpus sylvaticus*). Береговая растительность представлена, хвощем лесным (*Equisetum sylvaticum*), клевером горным (*Trifolium montanum*), майником двулистным (*Maianthemum bifolium*), мышинным горошком (*Vicia cracca*), манжеткой (*Alchemilla)*, лютиком едким (*Ranúnculus ácris*), щавелем конским (*Rúmex confértus)*, черникой (*Vaccínium myrtíllus*), костяникой (*Rubus saxatilis)*, земляникой зелёной (*Fragaria_vesca*), брусникой (*Vaccinium vitis-idaea)*, мать-и-мачехой (*Tussilago farfara)*, гравилатом приречным (*Geum rivale*),

подмаренником белым (*Gallium album*), одуванчиком лекарственным (*Taraxacum officinale*), астрагалом датским (*Astragalus danicus*), бодяком (*Círsium arvense),* геранью лесной (*Geranium sylváticum)*, ракитником русским (*Chamaecytisus ruthenicus)*.



Рисунок 2.18 – Загородный контрольный участок (деревня Мраморское)

Присутствуют следующие древесные породы: береза (*Betula pendula),* подрост ивы (*Salix* sp.), рябины (*Sorbus aucuparia*), смородины черной (*Ribes nigrum).* Общая минерализация водоемов – 120 – 168 мг/ дм^3, ХПК – 26,8 мг O_2/ дм^3, уровень рН слегка щелочной – 7,6.

На территории местообитания встречаются сибирский углозуб, обыкновенный тритон, остромордая и травяная лягушки.

2.2.4.2 23-й километр Режевского тракта

Серия водоемов различного размера, глубины, прогреваемости и затененности. Происхождение техногенное, питание за счет талых и грунтовых вод.

Водоемы № 1, № 1' расположены в безлесной полосе между шоссе и 30-летним злаковым, местами почти мертвопокровным сосняком. Отдельные экземпляры древесной растительности у самой обочины: ивы (*Salix sp*.), березы (*Betula sp*.). Травянистый покров сосняка представлен вейниками (*Calamagrostis*)

и ягодными кустарничками: черникой (*Vaccinium mirtilus*), костяникой (*Rubus saxatilis*), земляникой зелёной (*Fragaria vesca*), а также подмаренником северным (*Gallium boreale*), медуницей узколистной (*Pulmonaria angustifolia*). Полоса у обочины поросла полевицей (*Agrostis sp*.), таволгой вязолистной (*Filipendula ulmare*), геранью луговой (*Geranium pratense*), клеверами (*Trifolium repens, T.pratense, T.medium*), лютиком едким (*Ranunculus acer*), хвощом полевым (*Equisetum arvense*). На покрытой водой части располагаются осоки (*Carex*), таволга вязолистная (*F.ulmare*), рогоз широколистный (*Typha latifolia*), частуха подорожниковая (*Alisma plantago-aquatica*), калужница болотная (*Caltha palustris*). В водоеме № 1 в воде много элодеи (*Elodea canadensis*). Высота прибрежной растительности около 0.8 м. Водоемы затененные, плохо прогревающиеся. Площадь водного зеркала около 60 и 20 м^2 соответственно, глубина – 1.0 и 0.3 м. (рисунок 2.19)



Рисунок 2.19 – Загородный контрольный участок (23-й километр Режевского тракта) Водоем №3 (фото В.Л. Вершинина)

Водоем № 3 расположен у обочины старого Режевского тракта на лугу между дорогой и массивными ивовыми зарослями. Луговые виды: щучка дернистая (*Deschampsia caespitosa*), лапчатка гусиная (*Potentilla anserina*), тимофеевка луговая (*Phleum pratense*), подорожник большой (*Plantago mayor*), клевер (*Trifolium repens, T. pratense*), манжетка (*Alchimilla sp*.), ястребинка (*Hieracium sp*.) и др. Высота прибрежного травостоя 0.3 м. В воде растут осоки (*Carex*), пушица (*Eriophorum sp*.), частуха подорожниковая (*Alisma plantago-aquatica*), лисохвост коленчатый (*Alopecurus geniculatus*). Поверхность воды покрыта ряской (*Lemna minor*).

Площадь водного зеркала от 80 до 150 м^2, средняя глубина 0.9 м. Водоем незатененный и хорошо прогревающийся.

Водоем № 4 расположен в 100 метрах от опушки в березово-осиновом разнотравном молодом (30 лет) лесу. В подлеске встречаются осина (*Populus tremula*) и ива (*Salix sp*.). По краю водоема растет багульник (*Ledum palustre*). Не покрытые водой участки водоема практически полностью поросли полевицей белой (*Agrostis alba*). Встречаются отдельные экземпляры иван-чая узколистного (*Chamaenerion angustifolium*) и некоторых зонтичных. Обильно представлен моховой покров: (*Sphagnum sp*.), кукушкин лен (*Polytrichum commune*), колонии маршанции (*Marshantia polymorpha*). Высота прибрежной растительности 0.88 м. Площадь водного зеркала 250 м^2. глубина около 0.8 м. Водоем затененный, плохо прогревающийся.

Минерализация водоемов низкая – 80 - 194 мг/ дм^3, содержание экстрагируемых веществ и нефтепродуктов низкое (1.15-3.54 и 0.75 мг/ дм^3), БПК$_5$ не превышает 3.91 мг O_2/ дм^3.

ХПК - 63,2 мг O_2/ дм^3, уровень pH слегка щелочной - 7,3.

На территории местообитания встречаются сибирский углозуб, обыкновенный тритон, остромордая лягушка и серая жаба.

Глава 3. РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ЧИСЛЕННОСТЬ ОБЫКНОВЕННОГО ТРИТОНА В ГРАДИЕНТЕ УРБАНИЗАЦИИ

3.1 Распространение обыкновенного тритона на урбанизированных территориях в г. Екатеринбурге

Одной из значимых проблем в зоологии на сегодняшний день является непрерывное сокращение распространения и численности амфибий во всем мире (Halliday, 1993, 1998; Pounds, 2001; Collins, Storfer, 2003). Уральский регион не является исключением. Хорошо известно, что одной из главных причин глобального сокращения численности амфибий является уничтожение и фрагментация естественных местообитаний (Becker et al., 2007). За последние годы в связи с уничтожением ряда местообитаний обыкновенного тритона требовалось проведение ревизии данных по распространению и экологии данного вида в г. Екатеринбурге.

Как известно, обыкновенный тритон отмечается в городской черте и пригороде Екатеринбурга (коллекции УОЛЕ) с 19 века (Никольскій, 1918). Уникальность сведений по распространению обыкновенного тритона на данной территории заключается в продолжительности мониторинга состояния, количественных оценок и пространственного распределения вида. За это время сменилось несколько поколений исследователей (Сабанеев, 1874; Ищенко, 1964; Вершинин, Топоркова, 1981; Вершинин, 1983; Вершинин, 1996, Vershinin, 2002; Vershinin et al., 2015; Берзин, 2015). Распространение и численность популяций *L. vulgaris*, а также его доля в сообществах амфибий не оставались все это время неизменными (Vershinin, 2002; Вершинин и др., 2005). Результаты, полученные в ходе проведения настоящего исследования, позволяют не только оценить ретроспективно произошедшие изменения, но и выделить основные тренды, сопутствующие росту городской агломерации и загрязнения, изменение места и роли обыкновенного тритона в экосистемах по мере их трансформации.

Еще в 1984–1985 гг. по широте распространения *L. vulgaris* превышал таковое бурых лягушек (Вершинин, 1996), а в девяностые годы 20 в. этот вид

стоял сразу за бурыми лягушками. То есть, в тот период ситуация с распространением обыкновенного тритона в городах Урала была сходной с городами Великобритании (Banks, Laverick, 1986; Beebee, 1973; King, 1979: Mathias, 1975). К двухтысячным годам 21 в. произошли изменения по причине уничтожения в ходе хозяйственной деятельности части местообитаний тритонов.

Ретроспективный анализ имеющихся в нашем распоряжении данных свидетельствует, что наблюдается значительное сокращение числа местообитаний обыкновенного тритона на урбанизированных территориях в течение 45-летнего периода (1970–2015 гг.).

В последние годы сокращение распространения вида происходит из-за разрушения местообитаний в пределах селитебной части города Екатеринбурга (зоны II и III) (Берзин, 2015). С 1970 по 2015 гг. в зоне II исчезло 88,9% местообитаний, в зоне III – 66,7%, в зоне IV – 37,5%. В целом, за последние годы уничтожено, либо стало непригодным для жизни *L. vulgaris* 60% исследуемых местообитаний.

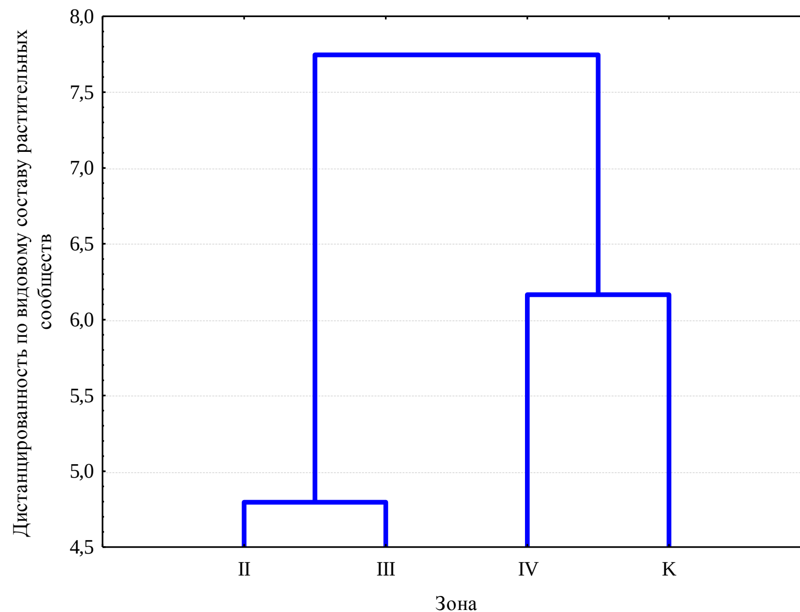
Современное распространение обыкновенного тритона на территории города охватывает, главным образом, лесопарковую зону – 62,5% исследуемых местообитаний. В зоне малоэтажной застройки – 25% и в зоне многоэтажной застройки – 12,5%.

Исчезновение местообитаний и сокращение распространения *L. vulgaris* на территории городов не являются необратимыми процессами, о чем свидетельствует мировой опыт по реинтродукции тритонов в восстановленные местообитания (Vershinin, 2000; Pechmann, 2001; Kinne, 2004; McNeill, 2010). В 2012 г. нами был проведен эксперимент по реинтродукции обыкновенного тритона во вторичное по происхождению местообитание – искусственный водоем в Ботаническом саду УрО РАН (было выпущено 27 особей, 19 самок и 8 самцов). Весной 2015 г. и 2016 г. были отмечены размножающиеся взрослые особи обыкновенного тритона в одном из водоемов ботсада, а в летний и осенний период отмечен выход сеголеток (Приложение Б).

Одна из современных проблем в экологии – появление инвазивных видов. В

частности, на распространение хвостатых амфибий (углозуба и тритона) значительно влияет такой вид-вселенец как ротан – *P. glenii*. По нашим данным, начиная с 90-х годов из-за появления ротана на территории г. Екатеринбурга исчезло 5 популяций обыкновенного тритона (Берзин, 2015).

Распространение обыкновенного тритона, по нашим и литературным данным, не зависит от состава растительных сообществ, ему необходим главным образом приземный слой растительности, поддерживающий определенный микроклимат (Гаранин, Попов, 1958) (рисунок 3.1).



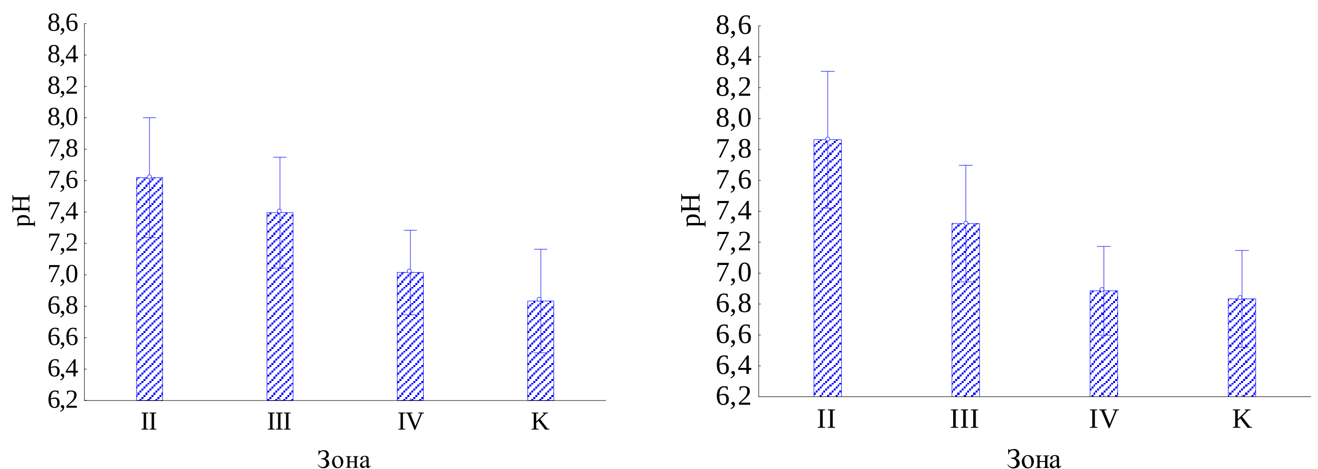
II – зона многоэтажной застройки, III – зона малоэтажной застройки, IV – лесопарковая зона, К – загородная популяция

Рисунок 3.1 – Зональная дистанцированность местообитаний по видовому составу растительных сообществ

Распространение обыкновенного тритона, как и любого биологического вида, лимитировано рядом физико-химических параметров среды. Как уже отмечалось, на распространение тритона влияет кислотность водоемов. Распределение обыкновенного тритона на селитебных территориях связано с наличием водоемов, имеющих определенный химический состав, особенно важно значение уровня pH. Так, по литературным данным для Среднего Урала (Вершинин, 2006), встречаемость тритона зависит от кислотности водоемов. Сходная ситуация отмечена и в европейской части ареала *L. vulgaris*. Он отмечен

в прудах с pH 6,0–9,0, но не встречается при pH<6,0, хотя отдельные животные обнаружены и при pH 5,8 (Arnold, 1983; Beebee, 1983). При значениях pH<3,9 обыкновенные тритоны полностью исчезают (Frazer, 1978). Повышение кислотности значимо влияет на пищевое поведение личинок, снижая эффективность кормления (Griffiths, 1993; Preest, 1992). Наши данные (Берзин, 2015) свидетельствуют о наличии предпочтительного (на уровне тренда) распространения обыкновенного тритона в водоемах с нейтральным или слабощелочным pH (рисунок 3.2).

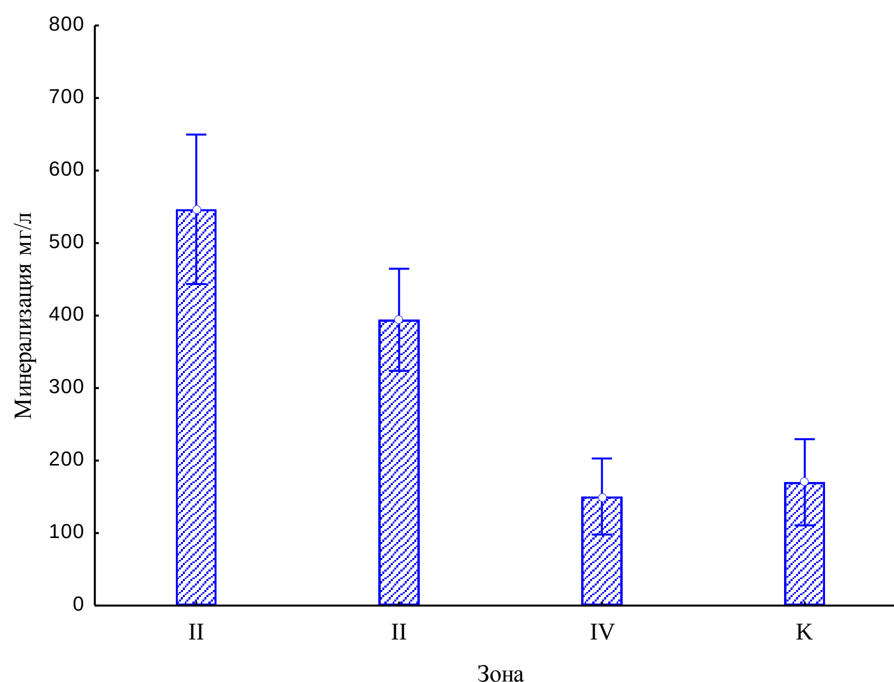
Так же, как и в случае с pH, для распространения обыкновенного тритона в водную фазу жизненного цикла характерен определенный диапазон минерализации воды (рисунок 3.3). В целом, на территории Екатеринбургской городской агломерации и в пригороде диапазон минерализации нерестовых водоемов тритона (за период с 2010 по 2015 гг.) составил 81–962 мг/дм^3, в то время как для зоны многоэтажной застройки 324–666 мг/дм^3 при среднем значении 443,6 мг/дм^3.



А Б

II – зона многоэтажной застройки, III – зона малоэтажной застройки,
IV – лесопарковая зона, К – загородная популяция

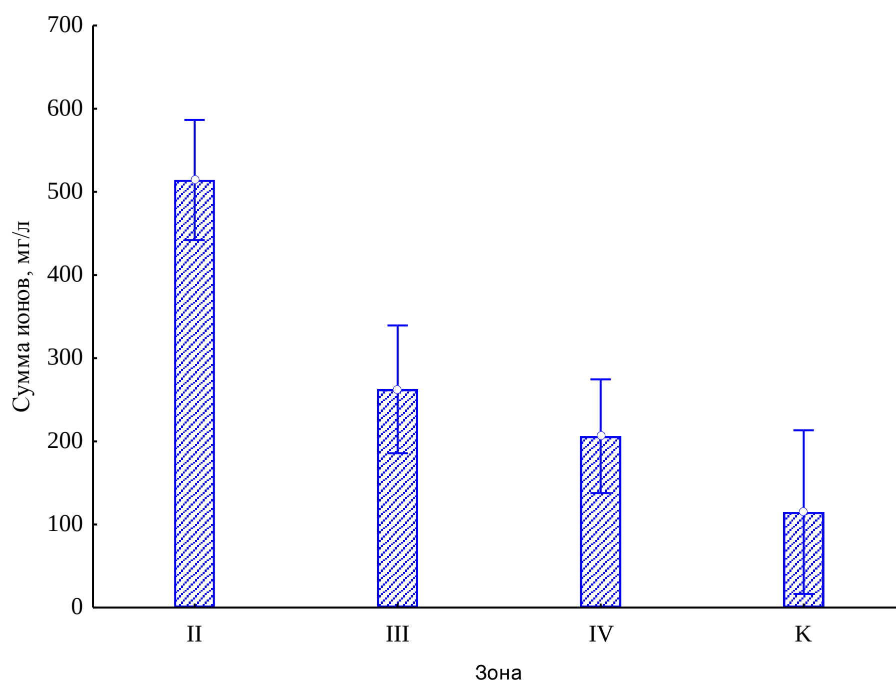
Рисунок 3.2 – Изменение значения pH в градиенте урбанизации:
А – в целом для местообитаний амфибий (F (3, 62) =4,2150, p=0,00889),
Б – в местообитаниях *L. vulgaris* F(3, 50)=6,1907, p=0,00116)



II – зона многоэтажной застройки, III – зона малоэтажной застройки,
IV – лесопарковая зона, К – загородная популяция

Рисунок 3.3 – Изменение минерализации в градиенте урбанизации ($F(3,66) = 23,748$, $p<0,000001$)

Для популяций *L. vulgaris* в Великобритании оптимальной суммой ионов в водоемах указывается около 380 мг/дм^3, а пределы толерантности – от 150 до 1750 мг/дм^3 (Beebee, 1981). Значимые различия установлены при анализе суммы ионов в нерестовых водоемах обыкновенного тритона на урбанизированных территориях: $F(3,88)=19,005$, $p<0,000001$, в зоне многоэтажной застройки значение суммы ионов более 500 мг/дм^3, что выше оптимального числа, приводимого для данного вида (рисунок 3.4, Приложение В). Таким образом, популяции обыкновенного тритона на исследуемых территориях обитают в пределах известных лимитов минерализации и суммы ионов. Однако, значения этих показателей в местообитаниях *L. vulgaris* зоны многоэтажной и части нерестовых водоемов зоны малоэтажной застройки превышают оптимальные.



II – зона многоэтажной застройки, III – зона малоэтажной застройки, IV – лесопарковая зона, К – загородная популяция

Рисунок 3.4 – Сумма ионов в градиенте урбанизации

В результате анализа литературных данных, изучения распределения обыкновенного тритона в градиенте урбанизации, были выявлены наиболее значимые факторы, влияющие на его распространение (таблица 3.1).

Таблица 3.1. – Средовые преферендумы тритона на урбанизированной территории

Абиотические факторы		Биотические факторы	
положительные	отрицательные	положительные	отрицательные
Рост температур водоемов на урбанизированной территории	Нарушение гидрологического режима нерестовых водоёмов (дренаж, водоотведение)	Наличие козырька травянистой растительности	Наличие местных хищных рыб, наличие видов-вселенцев (ротан)
Повышение уровня pH	Высокий уровень загрязнения почвы и воды	Богатая водная растительность	Наличие хищных водных беспозвоночных и их личинок
Появление новых местообитаний в ходе хозяйственной деятельности человека	Фрагментация, сокращение наземной площади и физическое уничтожение местообитаний	Отсутствие видов конкурентов	Инбридинг в условиях городских изолятов (конститутативная слабость гомозигот, генетические аномалии)

Продолжение таблицы 3.1

Направленное воссоздание нерестовых водоемов			Рост грибковых инфекций и паразитарных инвазий на фоне повышения уровня pH, температуры и эвтрофикации
Реинтродукция во вторичные по происхождению местообитания			Аномалии развития и регенерации в условиях высокого загрязнения поллютантами
			Отлов в коммерческих целях, коллекционерами и детьми

3.2 Изменение численности *L.vulgaris и* его доли в структуре видовых сообществ амфибий

Сведения, полученные на основании проведенных в течение двух сезонов (2014–2015 гг.) учетов численности, позволили получить новую уникальную информацию по численности репродуктивного ядра популяций в местообитаниях *L. vulgaris* на территории городской агломерации и за ее пределами (таблица 3.2).

Таблица 3.2. – Оценка численности размножающихся *L. vulgaris* в ряде популяций на урбанизированной территории

Местообитание	Численность размножающихся *L. vulgaris* (2014 г.)	Численность размножающихся *L. vulgaris* (2015 г.)
Декабристов (II)	45,3	238,0
Разъезд (III)	105,6	156,0
Шарташский лесопарк (IV)	508,3	621,0
Калиновский лесопарк (IV)	-	399,0
Юго – западный лесопарк (IV)	-	173,6
Мраморское (К)	53,3	132,9

Примечание – II – зона многоэтажной застройки, III – зона малоэтажной застройки, IV – лесопарковая зона, К – загородная популяция

Сравнительно невысокая численность и плотность обыкновенного тритона в загородных популяциях (таблица 3.3), по-видимому, связана с более рассредоточенным распределением животных на эталонных территориях, в сравнении с городскими изолятами.

Таблица 3.3 – Пределы изменения численности размножающихся *L. vulgaris* в градиенте урбанизации

Зона	1980-1990 гг. (Вершинин, 1996; Vershinin, 2002)	2014-2015 гг.
II	30 – 430	45,3 – 238,0
III	17 – 154	105,6 – 156,0
IV	28 – 217	173,6 – 621,0
K	35 – 50	53,3 – 132,9

Примечание – II – зона многоэтажной застройки, III – зона малоэтажной застройки, IV – лесопарковая зона, K – загородная популяция

Наряду с сокращением распространения обыкновенного тритона в ходе фрагментации сплошного ареала и разрушения части местообитаний, наблюдается снижение численности популяций в селитебной части города (в зонах много- и малоэтажной застройки). Так, в сравнении с восьмидесятыми годами 20 в., когда численность отдельных популяций *L. vulgaris* в зоне II колебалась в пределах 350–430 экз. половозрелых животных (Вершинин, 1983), диапазон количества размножающихся весной особей в 2014–2015 гг. составил 45,3–238 экз. Интересно, что численность половозрелых особей в популяциях зоны малоэтажной застройки за 38 лет наблюдений (Vershinin, 2002; Берзин, 2015) осталась в сходных пределах.

Для популяций лесопарковой зоны города отмечены максимальные значения числа размножающихся особей (таблица 3.3). Причина данного явления заключается в трансформации исходных лесных местообитаний зоны IV под действием растущей рекреационной нагрузки и преобразовании исходных растительных сообществ (Вершинин, 2011). В лесопарках происходит

постепенное сокращение численности более уязвимого к антропогенной трансформации вида – сибирского углозуба (Vershinin et al., 2015), что ведет к его неконкурентному замещению более эвритопным и экологически пластичным видом – обыкновенным тритоном.

В популяциях лесопарковой зоны, наряду с высокой численностью популяций тритона, отмечается относительное увеличение его доли в видовых комплексах амфибий (рисунок 3.5). В зоне многоэтажной застройки наблюдается локальное увеличение численности *L. vulgaris,* что обусловлено сокращением приемлемых для жизни и воспроизводства вида местообитаний и сокращением размеров их наземной части, что и является причиной высокой локальной плотности.

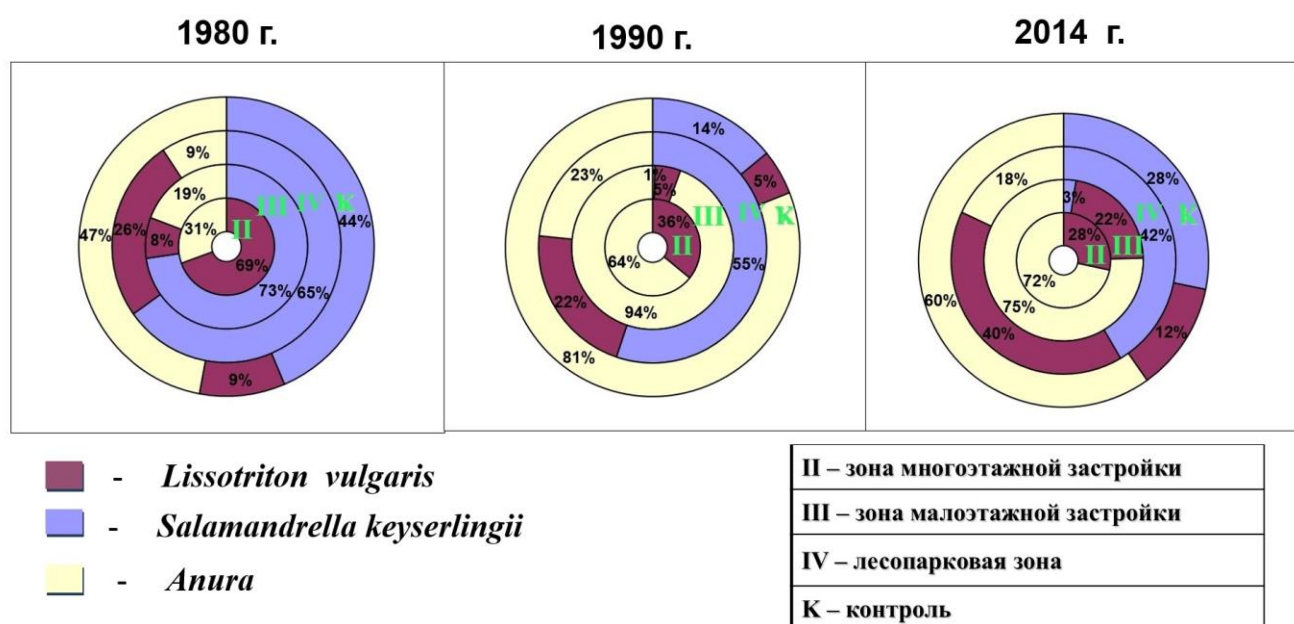
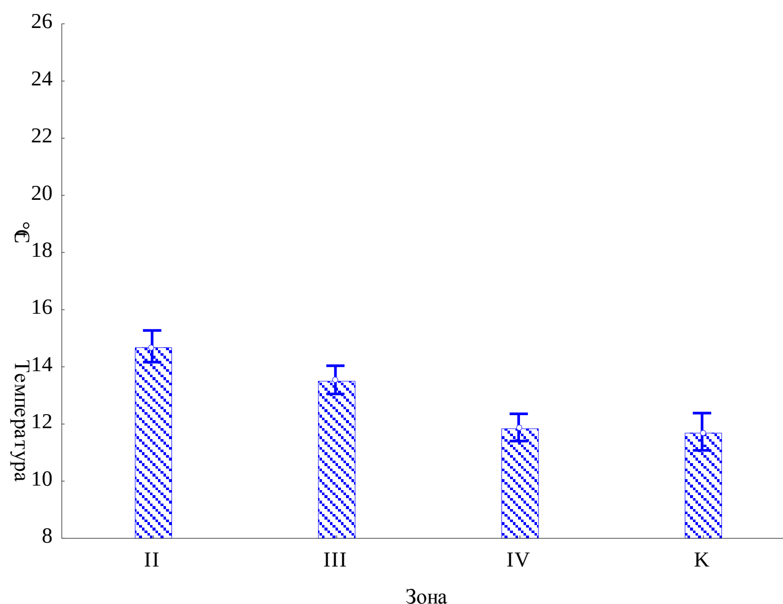


Рисунок 3.5 – Изменение доли земноводных (ad) в градиенте урбанизации

Глава 4. ОСОБЕННОСТИ РЕПРОДУКТИВНОЙ БИОЛОГИИ И ФЕНОЛОГИИ *L. VULGARIS* В ГРАДИЕНТЕ УРБАНИЗАЦИИ

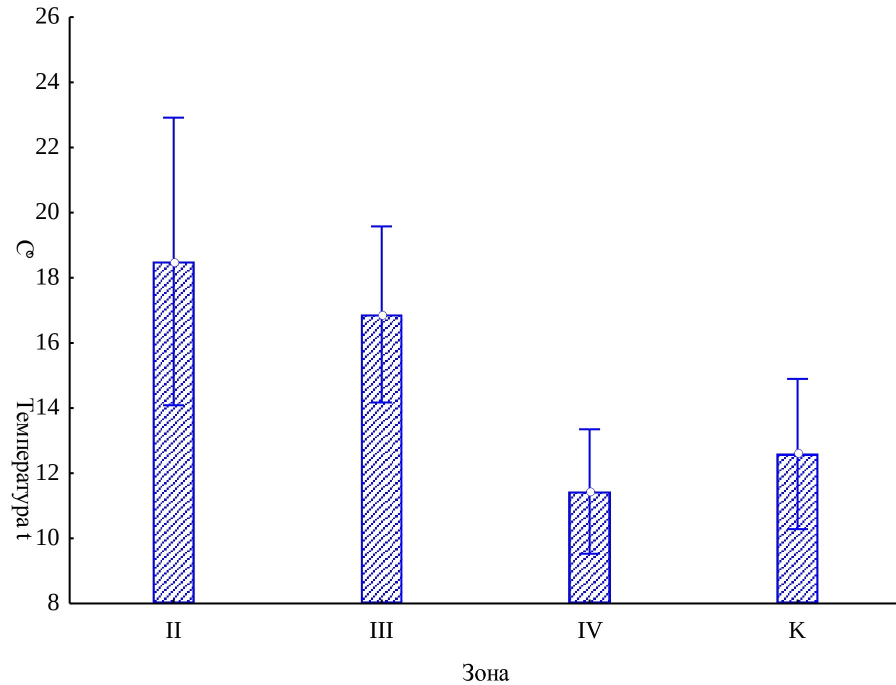
Известно, что температура на территории городских агломераций на 3–5 градусов выше, чем в природных экосистемах (Одум, 1975). Не составляют исключения и городские местообитания тритонов, характеризующиеся повышенными, в сравнении с загородными, температурами нерестовых водоемов, оказывающими влияние на сроки размножения и развития животных. Выход тритонов в нерестовые водоемы начинается раньше (в конце апреля), а в загородной популяции – в начале или в середине мая в зависимости от погодных условий конкретного сезона. По сравнению с другими земноводными (рисунок 4.1), обыкновенный тритон имеет некоторую специфику, поскольку он является более теплолюбивым видом (рисунок 4.2) и выбирает наиболее прогреваемые водоёмы в лесу.



II – зона многоэтажной застройки, III – зона малоэтажной застройки,
IV – лесопарковая зона, К – загородная популяция

Рисунок 4.1 – Температура нерестовых водоемов амфибий

$F (3, 1158) = 25,743$, $p = 0,00001$



II – зона многоэтажной застройки, III – зона малоэтажной застройки,
IV – лесопарковая зона, К – загородная популяция

Рисунок 4.2 – Температура нерестовых водоемов *L. vulgaris*

F(3, 34)=5,7289, p=,00277

Специфика городских популяций амфибий связана с высокой локальной плотностью животных в городских изолятах (Вершинин, Криницын, 1985), а также изменением соотношения площадей водной и наземной частей местообитаний в сторону сокращения их наземной площади при сопоставимой площади нерестовых водоемов (Вершинин, 1987, 1989). Нередко наземная часть местообитаний в селитебной части города (зоны II и III) представлена узкой полосой суши вдоль береговой части водоема. По этим причинам часть особей таких популяций больший период времени проводят в воде, оставаясь в водоемах до середины августа, в то время как за пределами городской агломерации взрослые тритоны выходят на сушу в конце июня–начале июля (таблица 4.1).

Таблица 4.1 – Особенности фенологии взрослых особей *L. vulgaris* в градиенте урбанизации

Зона	Выход первых особей на размножение	Пределы пребывания в водоеме
II	25.04	25.04 - 13.08
III	07.05	07.05 - 26.07
IV	21.04	21.04 - 05.07
K	17.05	17.05 - 15.06

Примечание – II – зона многоэтажной застройки, III – зона малоэтажной застройки, IV – лесопарковая зона, K – загородная популяция

Изучение плодовитости обыкновенного тритона не проводились, поскольку для получения точной информации по плодовитости самок необходимо их вскрытие. В нашем исследовании отдавалось предпочтение щадящим («бескровным») методам, при которых изъятие животных из популяций для проведения вскрытия производилось только для изучения питания и морфофизиологических характеристик части сеголеток.

Появление первых свободноплавающих личинок в городских водоемах начинается в конце мая, начале–середине июня. В загородных популяциях личинки выходят из икры позднее – на протяжении июня (таблица 4.2). Известно, что скорость развития эмбрионов и личинок амфибий зависит от температуры, значительно влияющей на развитие на ранних стадиях (Doms, 1916; Douglas, 1948).

Таблица 4.2 – Особенности фенологии ювенильных особей *L. vulgaris* в градиенте урбанизации

Зона	Появление личинок	Появление сеголеток
II	15.05	08.07–12.08
III	12.05	06.08–14.08
IV	29.05	12.07–10.08
K	16.06	09.08–10.09

Примечание – II – зона многоэтажной застройки, III – зона малоэтажной застройки, IV – лесопарковая зона, K – загородная популяция

Численность новой генерации на селитебной территории, как правило, невысока (таблица 4.3). В городских популяциях неоднократно отмечалась гибель части особей, а в отдельных случаях и всей новой генерации от микоинфекций (рисунок 4.3).

Таблица 4.3 – Пределы численности новой генерации *L. vulgaris* в градиенте урбанизации

Зона	Количество экземпляров (2007–2015 гг.)
II	53,3 – 130,7
III	60,6 – 148,2
IV	67,5 – 680,0
K	54,5 – 120

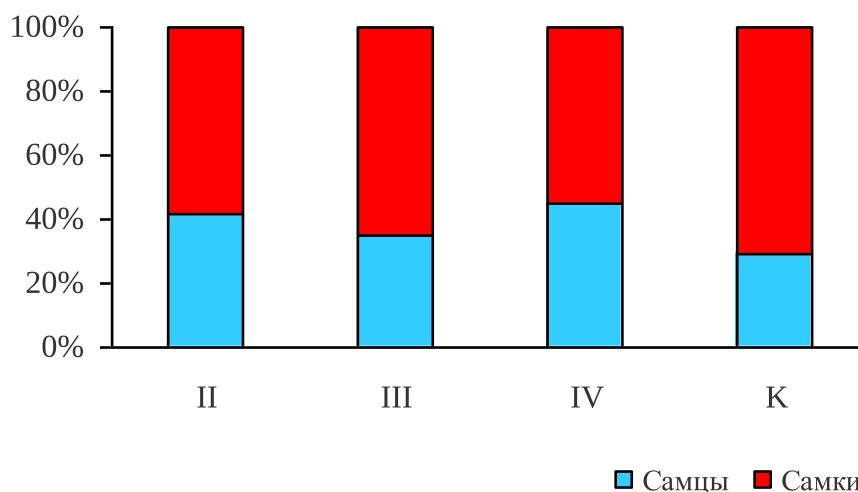
Примечание – II – зона многоэтажной застройки, III – зона малоэтажной застройки, IV – лесопарковая зона, K – загородная популяция



Рисунок 4.3 – Сеголетки *L. vulgaris,* погибшие от микоинфекции (Шарташский лесопарк, водоем №7, 2013 г.; фото В.Л. Вершинина)

Изучение соотношения полов репродуктивного ядра популяций (за период 2010–2015 гг.) показало, что как на урбанизированных, так и на загородных территориях доля самок значимо выше: χ^2=5,99; p=0,01; υ=1 (рисунок 4.4), что, вероятно, связано с повышенной смертностью самцов (Вершинин, 1996). Сходная половая структура отмечена в лондонских популяциях *L. vulgaris* (Griffiths, 1984) и в окрестностях Томска (Куранова, 1998). Смещение соотношения полов в сторону преобладания самок в популяциях обыкновенного тритона на территории городской агломерации Екатеринбурга отмечалось и ранее (Вершинин, 1996;

Vershinin, 2002). Показано, что у видов земноводных, успешно воспроизводящихся на городских территориях, отмечается количественное преобладание самок в популяциях, что стратегически выгодно и увеличивает репродуктивный потенциал популяции (Вершинин, 1997).



II – зона многоэтажной застройки, III – зона малоэтажной застройки,
IV – лесопарковая зона, К – загородная популяция

Рисунок 4.4 – Соотношение полов *L. vulgaris* (в %)

Глава 5. МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ *L. VULGARIS* В ГРАДИЕНТЕ УРБАНИЗАЦИИ

Особенности морфологии амфибий во многом определяется условиями эмбрионального и личиночного развития, плотностью личиночных поселений, температурным режимом. Исследование специфики популяций обыкновенного тритона из двух лесопарков Екатеринбурга показало, что основную роль в их морфологической дивергенции играют конкретные условия существования (Ищенко, 1966).

Одной из важных морфологических характеристик животных является длина тела. У большинства земноводных самки, как правило, крупнее самцов (Shine, 1979), что является отражением половых различий – крупные самки более плодовиты. В ряде регионов половые различия в популяциях обыкновенного тритона по размерам и пропорциям тела не выражены (Ануфриев, Бобрецов, 1996; Ясюля, Новицкий, 2001; Файзулин и др., 2011).

Анализ морфологических признаков обыкновенного тритона из популяций городской агломерации Екатеринбурга показал, что в целом, самки *L. vulgaris* имеют значимо ($F(1,958)=30{,}754$, $p<0{,}00001$) большую длину тела в сравнении с самцами (рисунок 5.1).

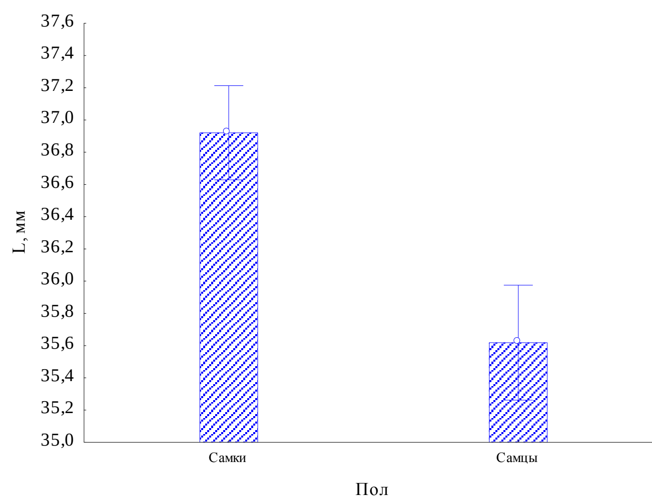
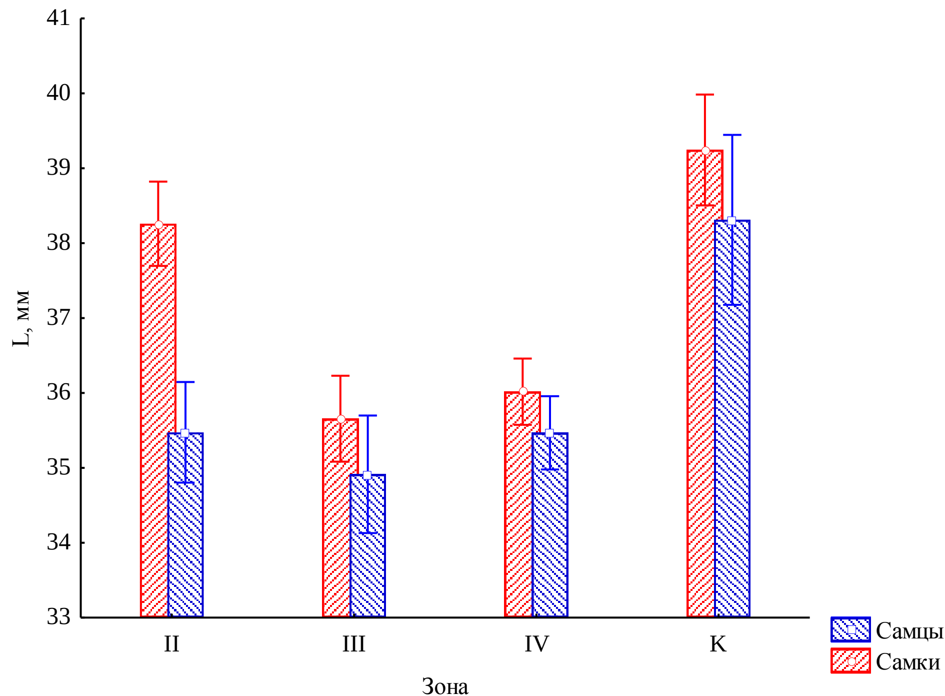


Рисунок 5.1 – Половые различия по длине тела взрослых *L. vulgaris*

Кроме того, отмечается существенное (F(3.952)=5,7845, p=0,0006) укрупнение длины тела животных в зоне II на селитебных территориях, что, вероятно, связано с преимущественной выживаемостью крупных особей на территориях, подверженных наиболее сильной антропогенной трансформации (Иванова, 1982; Гоголева, 1985); увеличение размеров тритонов в природной популяции (рисунок 5.2), по-видимому, обусловлено более низкой локальной плотностью животных. Значимые (F(1,672)=97,536, p<0,00001) различия в абсолютной длине хвоста самцов и самок (рисунок 5.3) также следует связывать с половыми различиями, которые в данном случае имеют важное идентификационное значение для самок в период размножения.



II – зона многоэтажной застройки, III – зона малоэтажной застройки, IV – лесопарковая зона, К – загородная популяция

Рисунок 5.2 – Изменение длины тела взрослых животных в зависимости от пола и степени урбанизации

У самцов морфологические индексы, связанные с телом, являются отражением различий самцов и самок по длине хвоста (Скоринов, 2009).

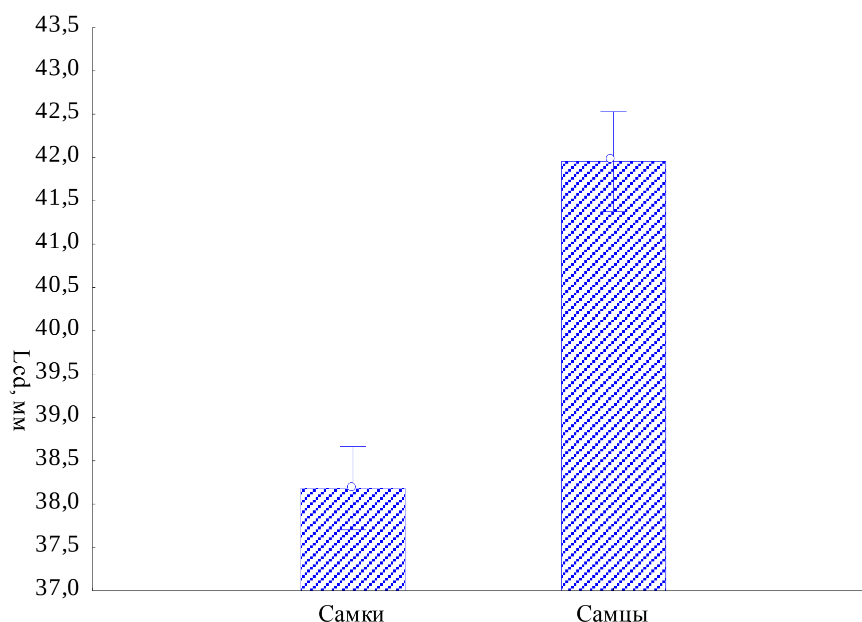
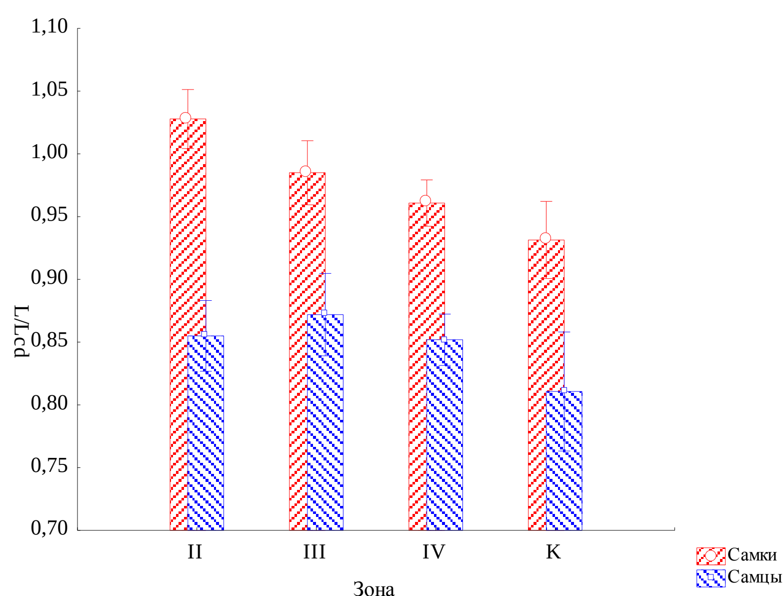


Рисунок 5.3 – Половые различия по абсолютной длине хвоста взрослых животных

При этом существенно большие значения индекса относительной длины хвоста самок (F(3, 936)=2,7091, p=0,044) и их увеличение в градиенте урбанизации связаны с их крупными размерами тела (рисунок 5.4).



II – зона многоэтажной застройки, III – зона малоэтажной застройки,
IV – лесопарковая зона, K – загородная популяция

Рисунок 5.4 – Изменение относительной длины хвоста взрослых животных в зависимости от пола и степени урбанизации

Различия между самцами и самками по индексу L/L.cd. у *L. vulgaris* известны для Мордовии (Ручин, Рыжов, 2006), Центрального Черноземья (Лада, 1993) и Нижегородской области (Пестов и др., 2001).

Абсолютная длина головы самцов и самок (рисунок 5.5) в целом также значимо отличается – самцы имеют большую абсолютную длину головы (F(1, 667)=5,1950, p=0,02297) при меньшей абсолютной длине тела. Возможно, крупный размер головы, как и крупный размер хвоста, имеет значение для выбора самок, различающих самцов с разным размером гребня и тела (Gabor, Halliday, 1997). Также вероятно, что большой размер головы важен в ходе конкурентной борьбе за самок (Shine, 1979). При этом разница в относительной длине головы половозрелых самцов и самок (рисунок 5.6) связана с проявлением половых различий (F(3,936)=5,1884, p=0,00147); тогда как значительное отличие в относительной длине головы у самок из популяций урбанизированных территорий связано с укрупнением абсолютной длины тела.

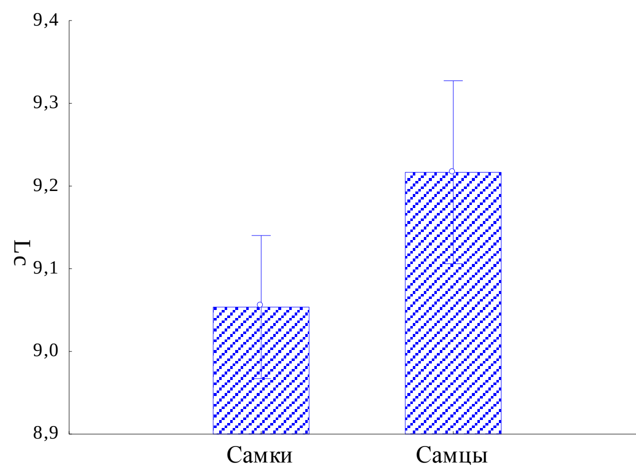
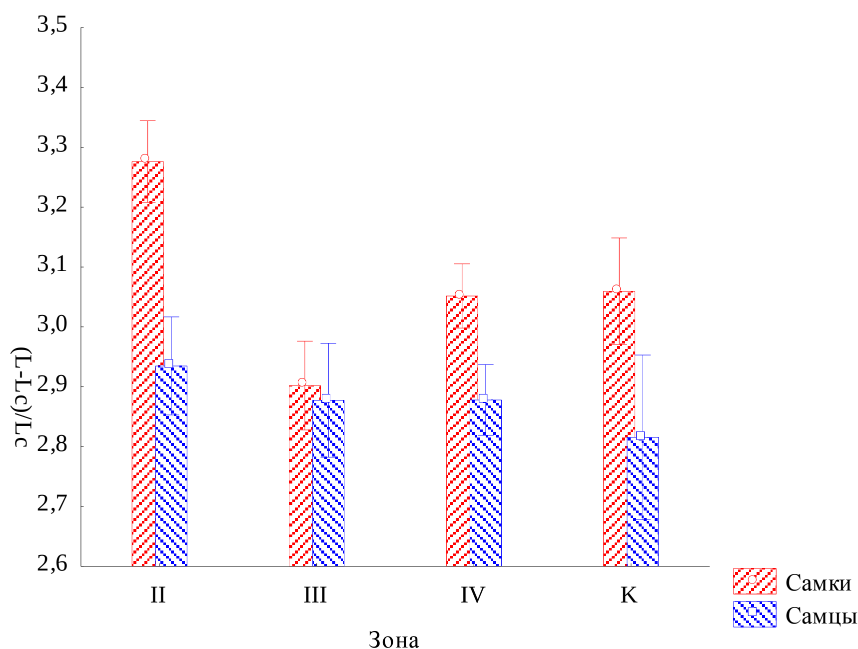


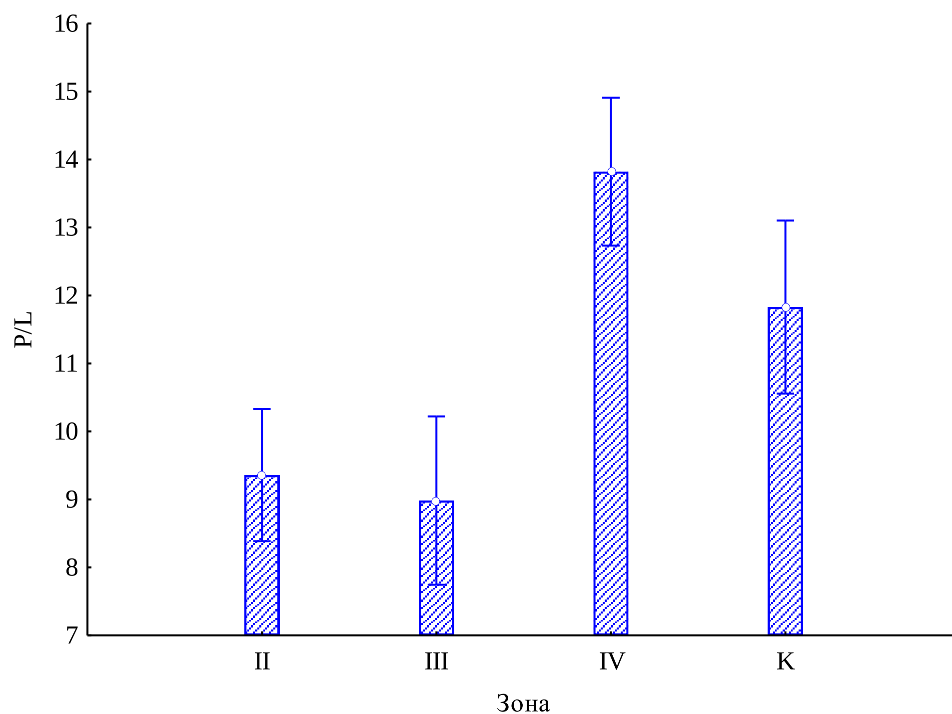
Рисунок 5.5 – Половые различия по абсолютной длине головы взрослых животных



II – зона многоэтажной застройки, III – зона малоэтажной застройки,
IV – лесопарковая зона, К – загородная популяция

Рисунок 5.6 – Изменение относительной длины головы взрослых животных в зависимости от пола и степени урбанизации

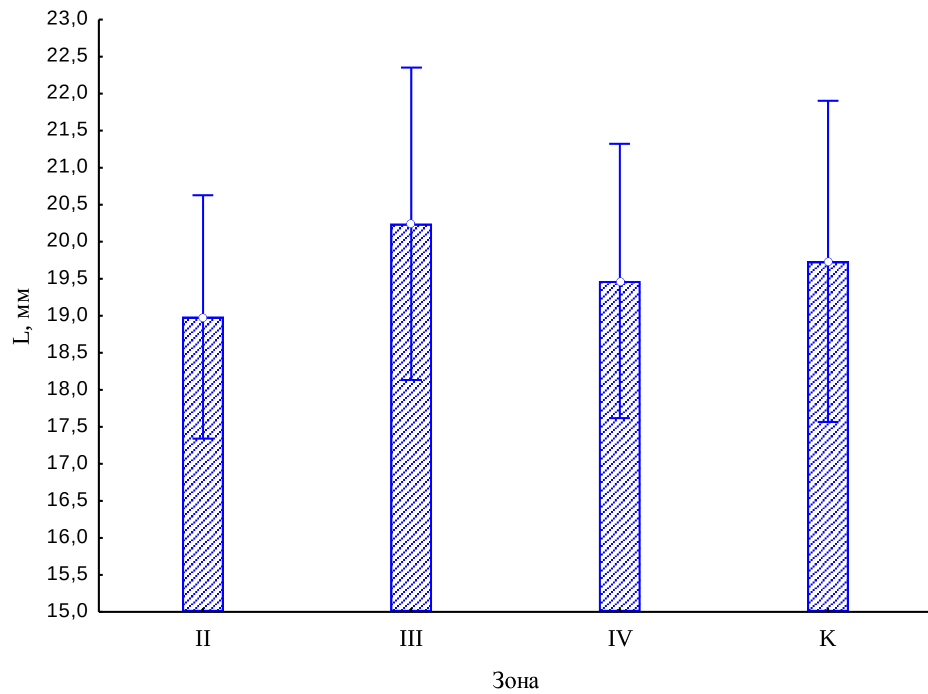
Существенное (F(3,356)=16,318, p<0,000001) изменение упитанности у ювенильных особей (сеголеток) (рисунок 5.7) свидетельствует о том, что упитанность животных наиболее снижается от популяций лесопарковой зоны к зонам мало- и многоэтажной застройки, что, по-видимому, связано с дополнительными энерготратами на физиологические адаптации к условиям селитебных территорий.



II – зона многоэтажной застройки, III – зона малоэтажной застройки,
IV – лесопарковая зона, К – загородная популяция

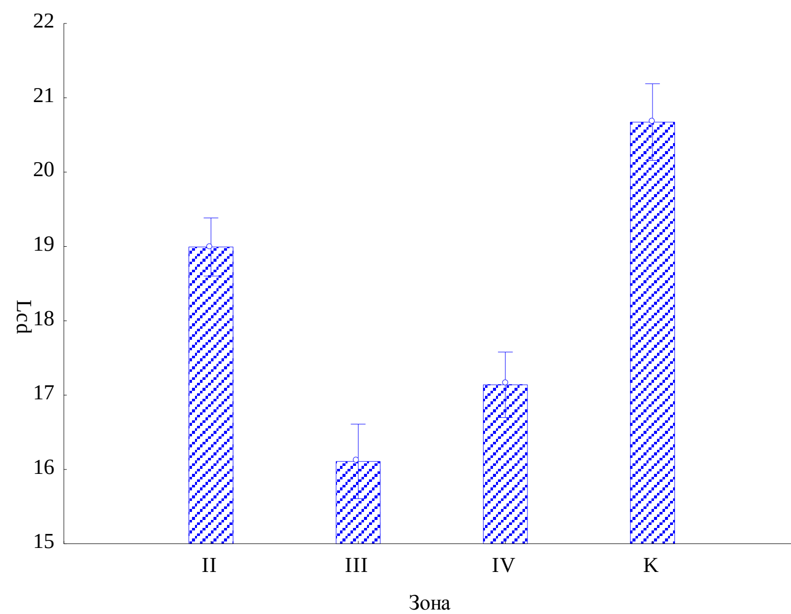
Рисунок 5.7 – Изменение упитанности сеголеток *L. vulgaris* в зависимости от степени урбанизации

Сравнение морфометрических показателей сеголеток не выявило различий по длине тела (рисунок 5.8). Также установлено значимое изменение абсолютного размера хвоста ювенильных животных (F(3,358)=64,675, p<0,00001) в градиенте урбанизации (рисунок 5.9) при значительном его размере в популяциях зоны многоэтажной застройки.



II – зона многоэтажной застройки, III – зона малоэтажной застройки, IV – лесопарковая зона, К – загородная популяция

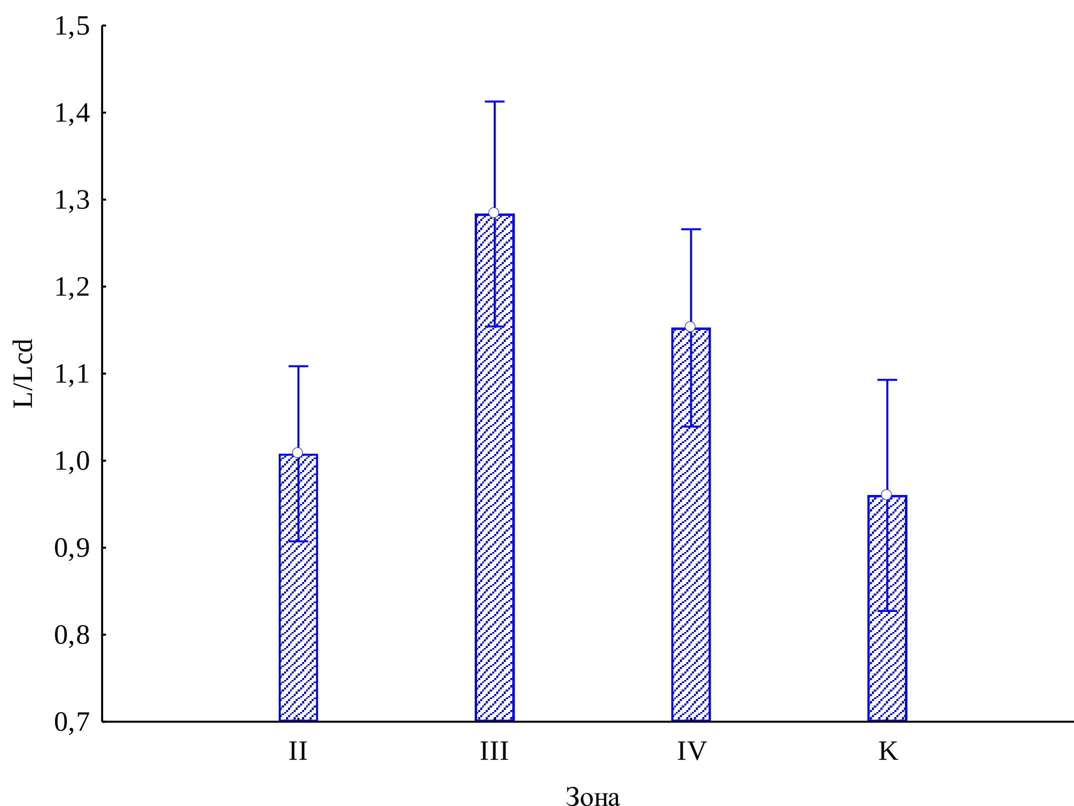
Рисунок 5.8 – Изменение длины тела сеголеток в зависимости от степени урбанизации



II – зона многоэтажной застройки, III – зона малоэтажной застройки, IV – лесопарковая зона, К – загородная популяция

Рисунок 5.9 – Изменение абсолютной длины хвоста сеголеток в зависимости от степени урбанизации

Соответственно, происходит изменение относительной длины хвоста сеголеток (F(3,358)=5,3701, p=0,00126) (рисунок 5.10).

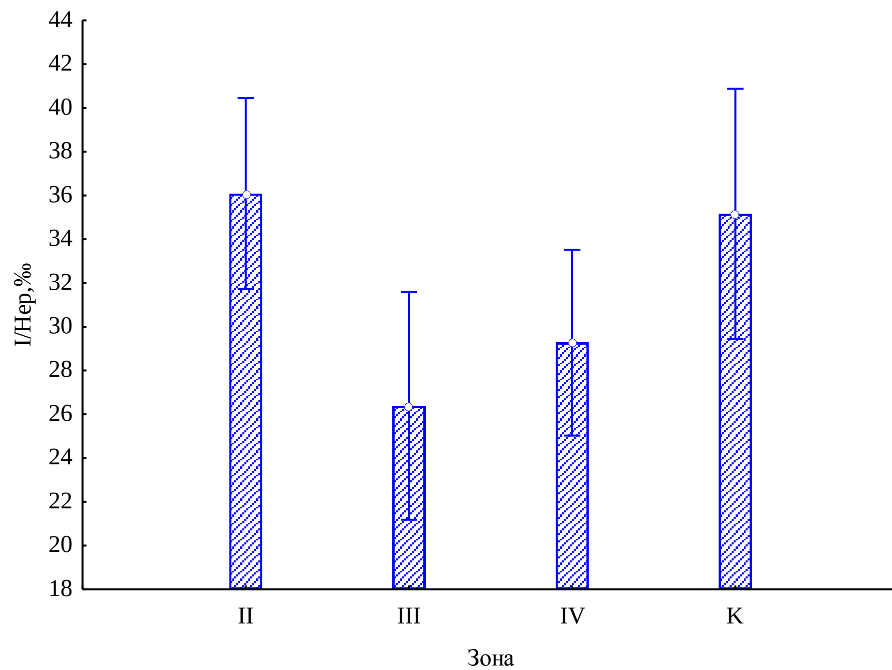


II – зона многоэтажной застройки, III – зона малоэтажной застройки,
IV – лесопарковая зона, K – загородная популяция

Рисунок 5.10 – Изменение относительной длины хвоста сеголеток в зависимости от степени урбанизации

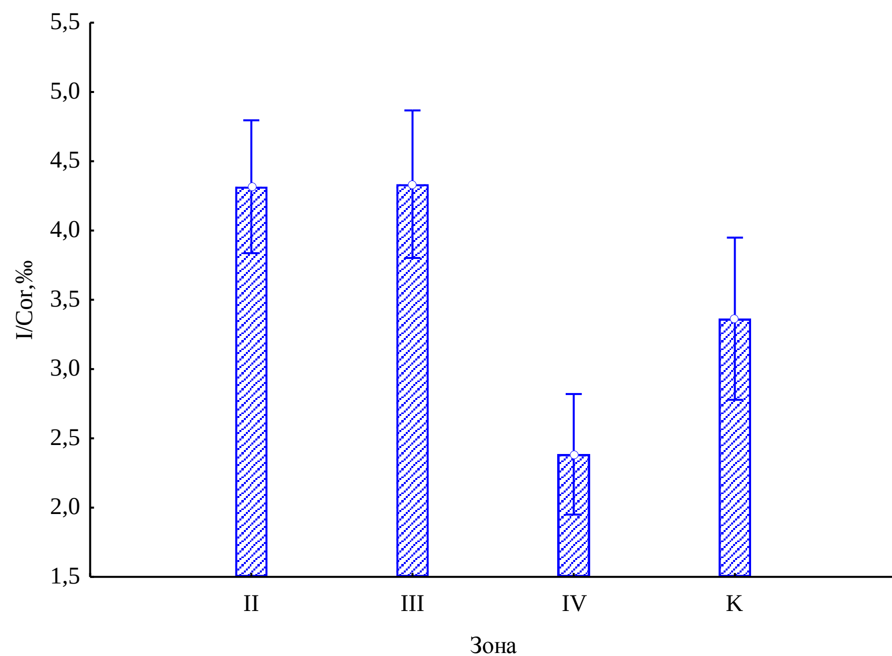
Укрупнение размеров взрослых животных в популяциях обыкновенного тритона, подвергающихся значительному антропогенному воздействию, обусловлено иным поверхностно-объемного соотношением у более крупных особей, что дает им преимущество при обитании в загрязненных водоемах (Вершинин, 2007) – на единицу поверхности приходится больший объем тела. Изменение пропорций тела в данном случае, скорее всего, связано с различиями в условиях развития в загородных популяциях и на урбанизированных территориях.

Сравнение морфофизиологических показателей сеголеток выявило ряд различий по значениям индекса печени (F(3,300)=3,5377, p=0,015) (рисунок 5.11) и сердца (F(3,288)=15,469, p<0,000001) (рисунок 5.12).



II – зона многоэтажной застройки, III – зона малоэтажной застройки,
IV – лесопарковая зона, К – загородная популяция

Рисунок 5.11 – Изменение индекса печени сеголеток в зависимости от степени урбанизации



II – зона многоэтажной застройки, III – зона малоэтажной застройки,
IV – лесопарковая зона, К – загородная популяция

Рисунок 5.12 – Изменение индекса сердца сеголеток в зависимости от степени урбанизации

Скорее всего, увеличение индекса печени у сеголеток в зоне многоэтажной застройки связано со значительным изменением химизма среды (Приложение Г). Известно, что геохимическая специфика территорий оказывает значительное влияние на морфофизиологические особенности животных, населяющих такие участки (Шварц и др., 1968).

Одна из важнейших функций печени – барьерная, защита организма от вредных веществ, попадающих в организм. Тритоны, обитающие в загрязненных местообитаниях, накапливают токсичные вещества (Вершинин, 1997), и увеличение индекса печени сеголеток зоны II является реакцией на присутствие поллютантов в организме. При изменениях в геохимии среды на территориях биогеохимических провинций естественного и антропогенного происхождения у амфибий отмечается изменение в ту или иную сторону в зависимости от типа загрязнения относительного размера таких органов, как печень, почки, сердце (Шварц и др., 1968; Вершинин, 1983; Мисюра, 1989). В случае увеличения печени у животных, населяющих природные местообитания, укрупнение данного органа связано с их большей энергообеспеченностью и отсутствием энерготрат на физиологические адаптации в сравнении с тритонами из городских популяций.

Увеличение индекса сердца у сеголеток из популяций селитебных территорий мы также связываем с геохимической спецификой городской среды. Сравнительное исследование изолированных сердечных мышц амфибий из популяций с качественно различных по геохимии территорий показало, что контрактильная функция миокарда претерпевает существенные изменения в результате воздействия поллютантов (главным образом тяжелых металлов), приводящих к перестройке механизмов электромеханического сопряжения и кинетики сократительного акта сердечных мышц. В результате у амфибий из популяций с урбанизированных территорий происходит снижение контрактильной функции сердечной мышцы (Шкляр, Вершинин, 2002). Как следствие, возникает приспособительная реакция организма, проявляющаяся в гипертрофии сердца амфибий и направленная на компенсацию сниженной сократительной активности миокардиальной ткани. Увеличение относительного

индекса сердца обусловлено процессом компенсаторной гипертрофии, развивающейся в ответ на постепенное снижение контрактильных свойств сердечной мышцы при антропогенных изменениях среды.

Таким образом, морфологическая и морфофизиологическая специфика городских популяций обыкновенного тритона во многом формируется под влиянием геохимических параметров среды, складывающихся на урбанизированных территориях.

Глава 6. СПЕКТР И ЧАСТОТА МОРФОЛОГИЧЕСКИХ АНОМАЛИЙ *L. VULGARIS* В ГРАДИЕНТЕ УРБАНИЗАЦИИ

Как мы уже отмечали, ареал обыкновенного тритона располагается как в европейской, так и в азиатской части Палеарктики. Причем большая часть популяционных и других нефаунистичеких исследований касается популяций, располагающихся в Европе, это относится и к исследованию морфологических аномалий обыкновенного тритона. Анализ литературных источников показал, что для европейской части ареала описан 21 вариант аномалий: анофтальмия (Spemann, 1904), депигментация радужины (Benl, 1965), деформации черепа (Wolterstorff, 1925), отеки, частичные пигментные аномалии (Rimpp, 2007), полный меланизм (Suffert, 1949), полный альбинизм (Stöck, 1998; Modesti et al., 2011), нередко сочетающийся с неотенией (Priemel, 1917; Schreitmüller, 1923; Schreitmüller et al., 1923; Procter, 1941; Benl, 1965 Litvinchuk et al., 1996), брахимелия (Смирнов, 2014), полимелия (Griffiths, 1981; Roberts, Verrell, 1984; Литвинчук, 2014), амелия (Литвинчук, 2014), синдактилия (D'Amen et al. 2006; Литвинчук, 2014), кожная складка между пальцами (Roberts, Verrell, 1984), схизодактилия (Henle et al., in litt.), полидактилия (Griffiths, 1981; D'Amen et al., 2006; Литвинчук, 2014), брахидактилия (D'Amen et al., 2006), эктродактилия (Griffiths, 1981; Литвинчук, 2014), олигодактилия (D'Amen et al., 2006), утолщение фаланг (Литвинчук, 2014), дефекты хвоста (Griffiths, 1981), бифуркация хвоста (Смирнов, 2014), неотения (Островских и др., 2003; Covaciu-Marcov; Gvoždík et al., 2013).

В азиатской части ареала для популяций тритона, расположенных на восточном склоне Среднего Урала, отмечено 15 вариантов аномалий (таблица 6.1) (Vershinin, 2002; Вершинин и др., 2016, в печати).

Таблица 6.1 – Варианты аномалий, отмеченные в популяциях *L. vulgaris* в европейской и азиатской частях ареала

Вариант аномалии	Европа	Азия
Анофтальмия	+	+
Депигментация радужины	+	–
Деформации черепа	+	–
Цератобранхиалия	–	+
Отеки	+	+
Частичные пигментные отклонения	+	+
Альбинизм	+	–
Меланизм	+	–
Грыжи	–	+
Новообразования	–	+
Брахимелия	+	+
Эктромелия	–	+
Таумелия	–	+
Полимелия	+	–
Амелия	+	–
Синдактилия	+	+
Кожная складка пальцев	+	–
Схизодактилия	+	+
Полидактилия	+	+
Брахидактилия	+	–
Эктродактилия	+	+
Олигодактилия	–	+
Утолщение фаланг	+	–
Дефекты хвоста	+	+
Бифуркация хвоста	+	–
Неотения	+	–

Спектры морфологических аномалий европейской и азиатской частей ареала сходны на 42,8% – имеют 9 общих вариантов. При этом в европейских популяциях отмечено 11 вариантов, не встречающихся в популяциях *L. vulgaris* в Азиии – депигментация радужины, деформации черепа, альбинизм, меланизм, полимелия, амелия, кожная складка пальцев, утолщение фаланг, брахидактилия, бифуркация хвоста, неотения. В свою очередь, в азиатских популяциях встречается 6 вариантов, не упоминаемых в литературных источниках по Европе

– цератобранхиалия, грыжи, новообразования, эктромелия, таумелия, олигодактилия.

Особого внимания, на наш взгляд, заслуживает аномалия, связанная с частичной ретардацией развития гиобранхиальной системы, которую мы назвали «цератобранхиалия». Ее происхождение результат незавершенного метаморфоза (Roček, 1996), и она сходна с явлением, описанным для американского *Notophthalmus viridescens* (Reilly, 1987), как одного из вариантов диверсификации морфогенеза. У *N. viridescens* ретардация онтогенеза происходит в условиях, когда имеется возможность продолжительного пребывания части животных новой генерации в постоянных непересыхающих водоемах и по этой причине способных завершать метаморфоз очень медленно. Этот уникальный вариант, впервые обнаружен в популяциях зон III и IV в 2015 г., отмечен у трех самок и одного самца. Точная причина появления данной аномалии неизвестна и, вероятно, связана с условиями развития, способствующими частичной ретардации в формировании дефинитивного облика. Не исключена и возможность влияния эндокринных дизрапторов присутствующих в городских и пригородных экосистемах (Skelly, 2010).

Одной из важных причин различий, отмечаемых между европейскими и азиатскими популяциями, являются генетические расстояния между восточными и западными поселениями, именно поэтому описано большое количество подвидов (Кузьмин, 2012). На настоящий момент принято считать, что *Lissotriton vulgaris* – политипичный вид, состоящий из нескольких подвидов (Скоринов, Литвинчук, 2013). Существенные популяционные различия также связаны с климатическими и экологическими особенностями местообитаний в пределах ареала *L. vulgaris*. Особенности морфологических индексов *L. vulgaris* отражают специфику локальных условий среды (размера водоема, в котором протекал онтогенез, освещенности, температуры, плотности личиночных поселений, количества и качества пищевых ресурсов) (Vershinin, 2002; Берзин, Вершинин, 2016).

Как в целом для европейской и азиаткой частей ареала, так и в региональном масштабе одной из качественных характеристик морфологической специфики популяций амфибий является наличие девиантных форм, а также их встречаемость. Анализ частот морфологических аномалий показал, что, если у сеголеток (таблица 6.2) имеется тенденция к увеличению их суммарной встречаемости в градиенте урбанизации, то у взрослых *L. vulgaris* суммарно городские животные существенно (χ^2=10,1; p<0,001) отличаются от загородных по общей встречаемости аномалий 23,7% против 10,5%. В градиенте урбанизации у половозрелых особей (таблица 6.3, 6.4) значимые различия выявлены между зоной III и загородной популяцией (χ^2=8,1; p<0,001), лесопарковой зоной и загородной популяцией (χ^2=12,01; p<0,001), зоной II и зоной III (χ^2=6,57; p<0,01), а также между зоной II и лесопарковой зоной (χ^2=20,1; p<0,001).

Таблица 6.2 – Суммарная встречаемость морфологических аномалий у сеголеток *L. vulgaris* (1977 – 2015 гг.)

Зона	N	% аномалий	n аномалий
II	196	12,2	24
III	138	10,1	14
IV	176	15,9	28
K	77	5,2	4

Примечание – II – зона многоэтажной застройки, III – зона малоэтажной застройки, IV – лесопарковая зона, K – загородная популяция

Таблица 6.3 – Суммарная встречаемость морфологических аномалий у половозрелых *L. vulgaris* (1977 – 2015 гг.)

Зона	N	% аномалий	n аномалий
II	241	14,1	34
III	213	23,5	50
IV	390	29,7	116
K	114	10,5	12

Примечание – II – зона многоэтажной застройки, III – зона малоэтажной застройки, IV – лесопарковая зона, K – загородная популяция

Таблица 6.4 – Значимость различий в частоте особей с аномалиями у взрослых *L. vulgaris* в градиенте антропогенной трансформации

	II	III	IV	K
II	//////////////////	<0,01	<0,001	не значимо
III	6,57	///////////////////	не значимо	<0,01
IV	20,1	2,7	//////////////////	<0,001
K	0,9	8,1	12,01	//////////////////

Примечание – выше диагонали – значимость различий, ниже диагонали – значения χ^2

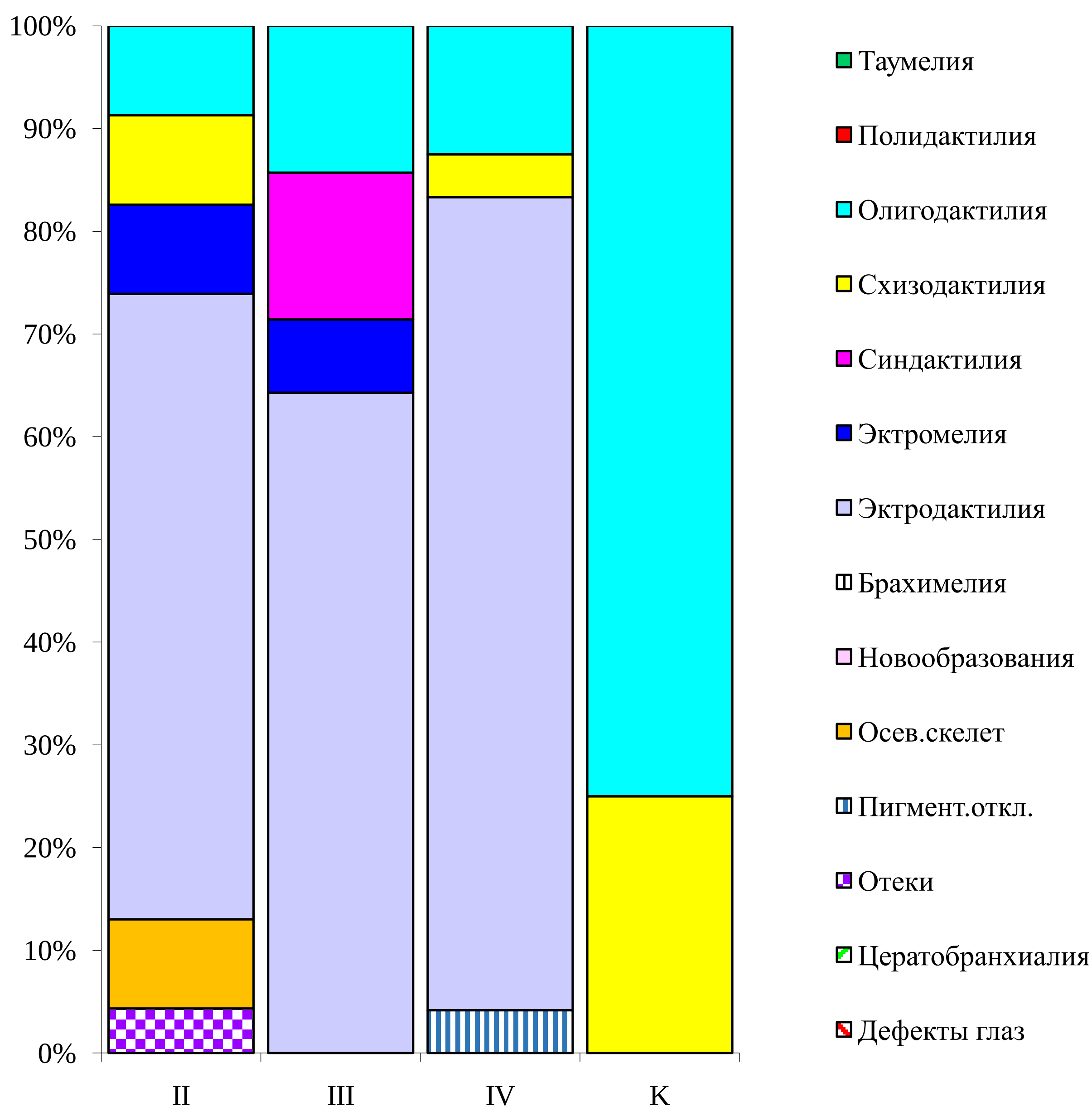
Наибольшее количество вариантов аномалий у сеголеток *L. vulgaris* встречается в городских популяциях зоны многоэтажной застройки (рисунок 6.1). У сеголеток *L. vulgaris* отмечены: отеки, олигодактилия, эктромелия, аномалии осевого скелета, синдактилия, эктродактилия, пигментные отклонения, схизодактилия. Чаще всего у сеголеток встречаются следующие варианты: эктродактилия, олигодактилия, схизодактилия. Низкая частота и разнообразие аномалий у сеголеток *L. vulgaris* в сравнении с половозрелыми животными, с одной стороны, связаны с повышенной смертностью девиантных особей в силу их конститутивной слабости, с другой – с накоплением девиантных форм в связи с отклонениями в ходе регенерации в условиях загрязнения.

В целом для обыкновенного тритона число вариантов аномалий и их встречаемость имеют тенденцию к росту с возрастом (Вершинин, 1997).

У взрослых особей *L. vulgaris* встречаются следующие варианты аномалий: таумелия, полидактилия, олигодактилия, схизодактилия, эктродактилия, эктромелия, брахимелия, синдактилия, новообразования, аномалии осевого скелета, цератобранхиалия, а также пигментные отклонения и дефекты глаз. Наиболее часто встречаются девиации: эктродактилия, (которая в ряде случаев является результатом травм), схизодактилия, олигодактилия.

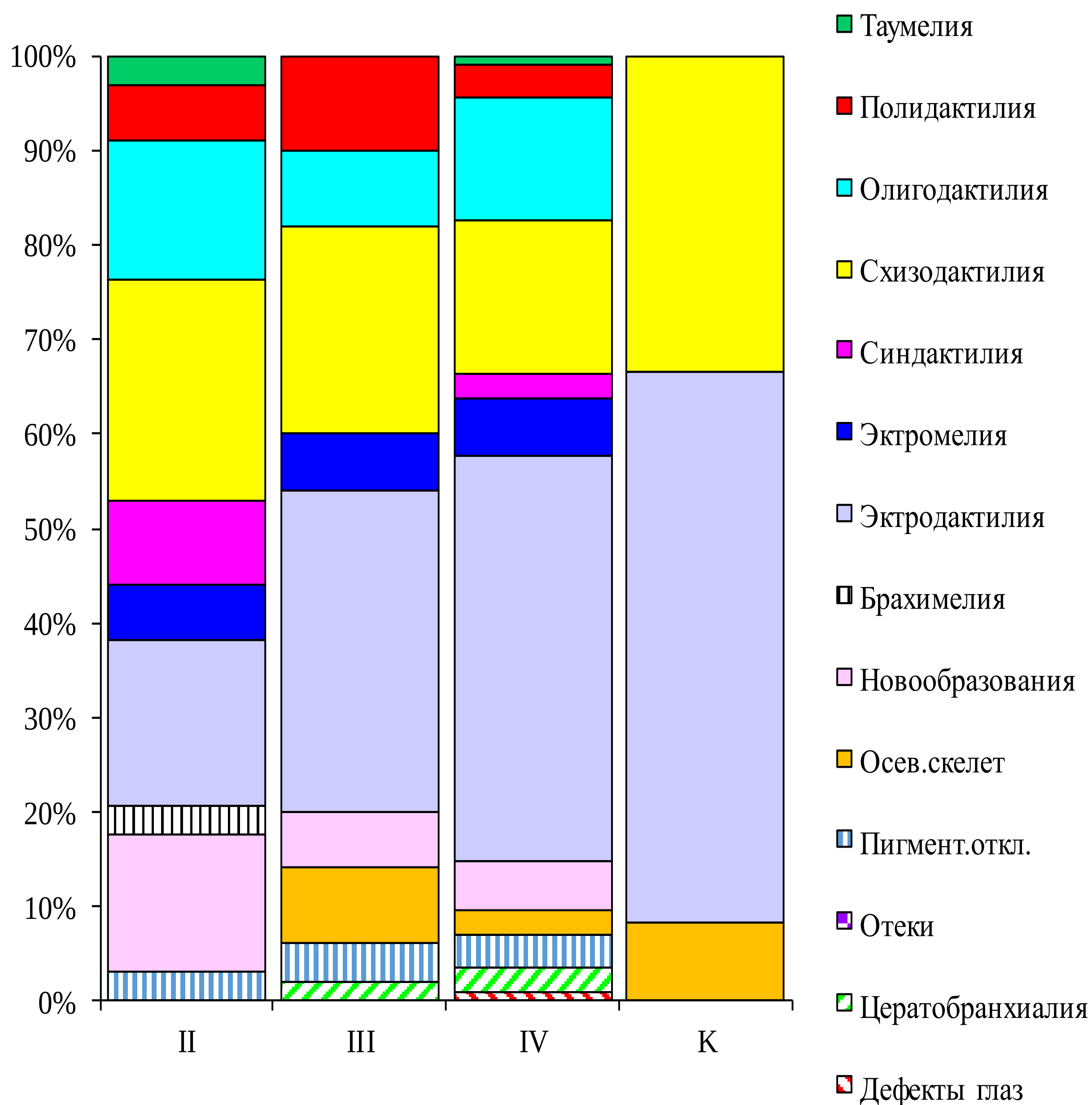
Высокая доля вариантов аномалий у взрослых особей обыкновенного тритона, вероятно, обусловлена не только генетическими отклонениями, сбоями онтогенеза в условиях антропогенной трансформации среды, но также связана с

аномальной регенерацией под действием поллютантов (рисунок 6.2, рисунок 6.3, Приложение Г).



II – зона многоэтажной застройки, III – зона малоэтажной застройки, IV – лесопарковая зона, К – загородная популяция

Рисунок 6.1 – Спектр и частота аномалий у сеголеток *L. vulgaris* в градиенте урбанизации (1980–2015 гг.)



II – зона многоэтажной застройки, III – зона малоэтажной застройки,
IV – лесопарковая зона, К – загородная популяция

Рисунок 6.2 – Спектр и частота аномалий у взрослых *L. vulgaris* в градиенте урбанизации (1980–2015 гг.)

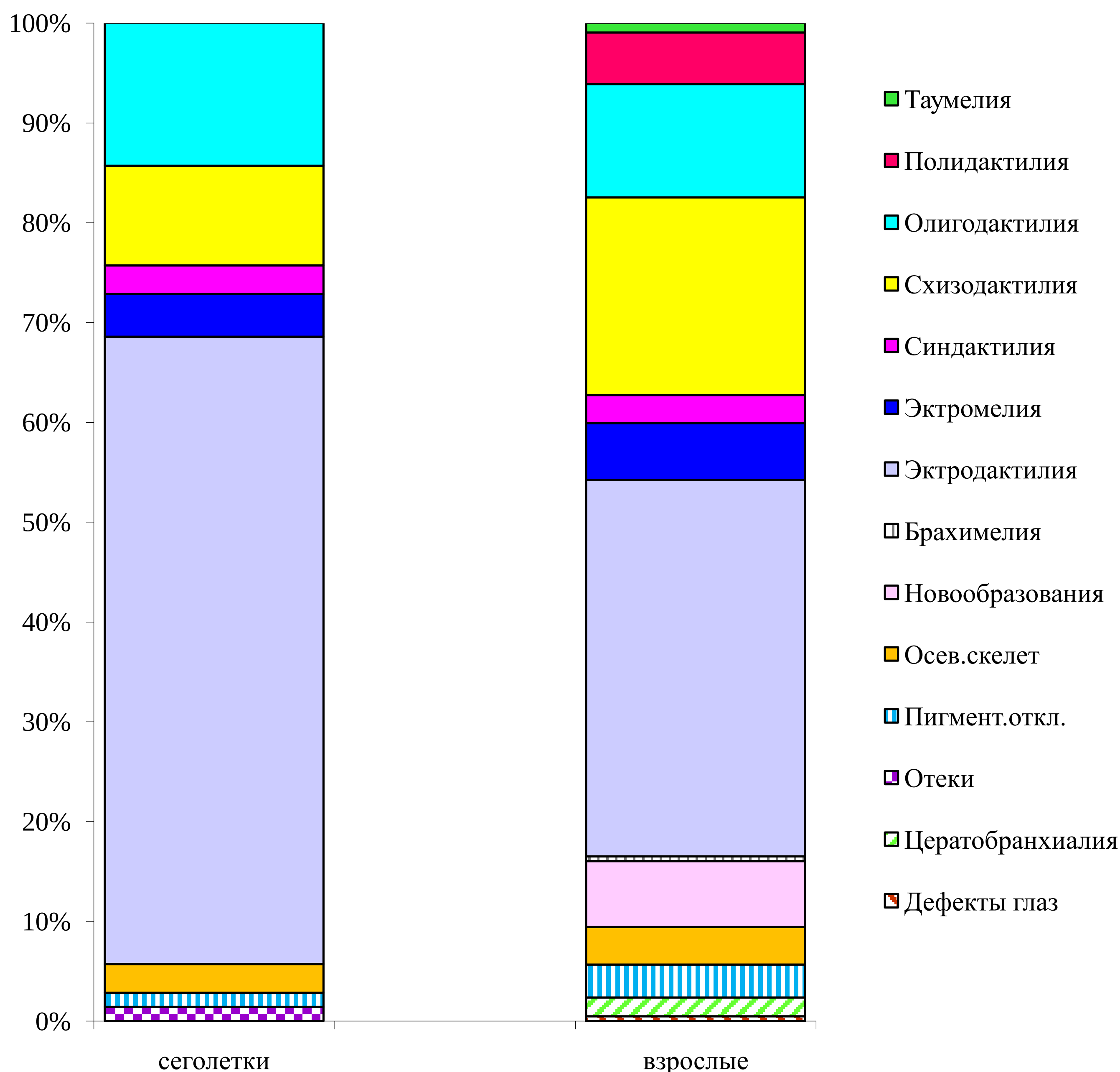
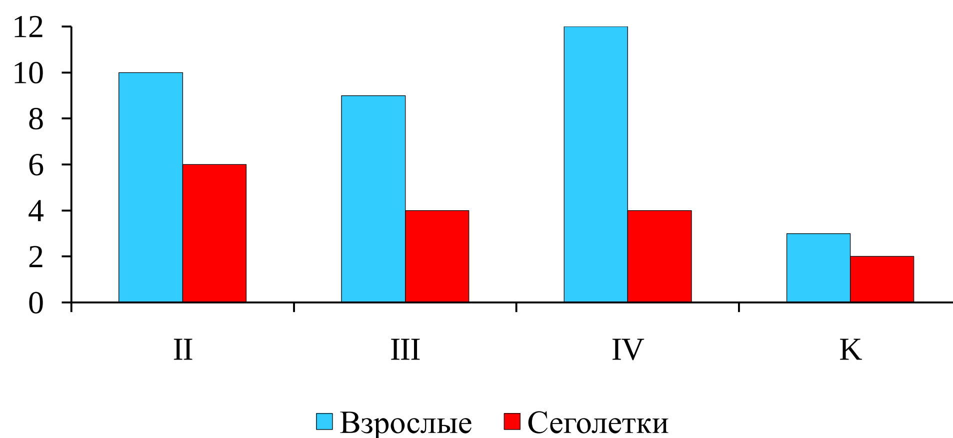


Рисунок 6.3 – Суммарные спектры и встречаемость различных вариантов аномалий у взрослых особей и сеголеток *L. vulgaris* (1980–2015 гг.)

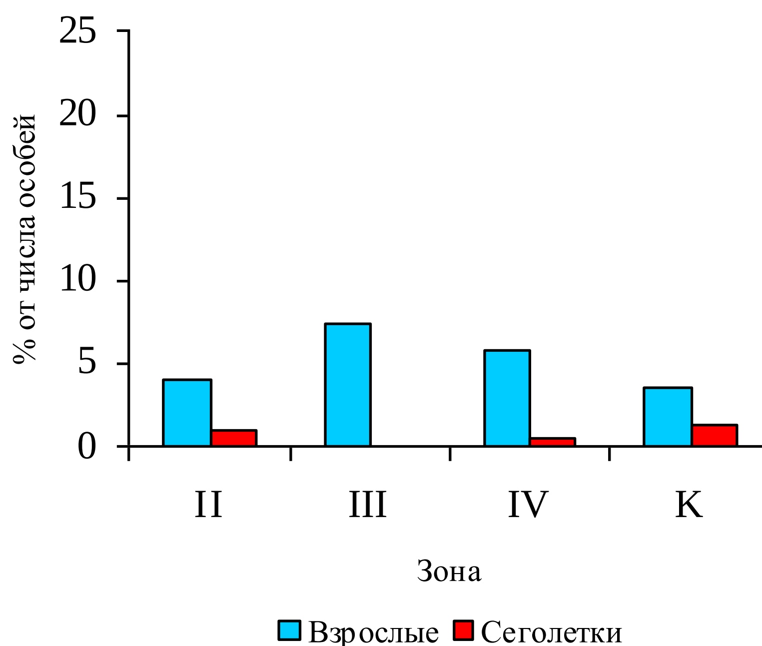
У *L. vulgaris,* наряду с неизменным уровнем олигомеризованных вариантов у сеголеток и взрослых, отмечен рост частоты полимеризаций (поли- и схизодактилии) у взрослых на городской территории, достигающий значимых величин в зоне III ($p<0,01$, $\chi^2=8.01$) (рисунок 6.4, рисунок 6.5), что, по-видимому, связано с аномальной регенерацией при синергизме важных факторов

тератогенеза — загрязнения и трематодной инвазии (Gilbert, 2001; Vershinin, Neustroeva, 2011), которая отмечена в исследуемых популяциях тритона в зонах III, IV и в загородной популяции (Вершинин, Вершинина, 2013).



II – зона многоэтажной застройки, III – зона малоэтажной застройки,
IV – лесопарковая зона, К – загородная популяция

Рисунок 6.4 – Число вариантов аномалий *L. vulgaris* в градиенте урбанизации



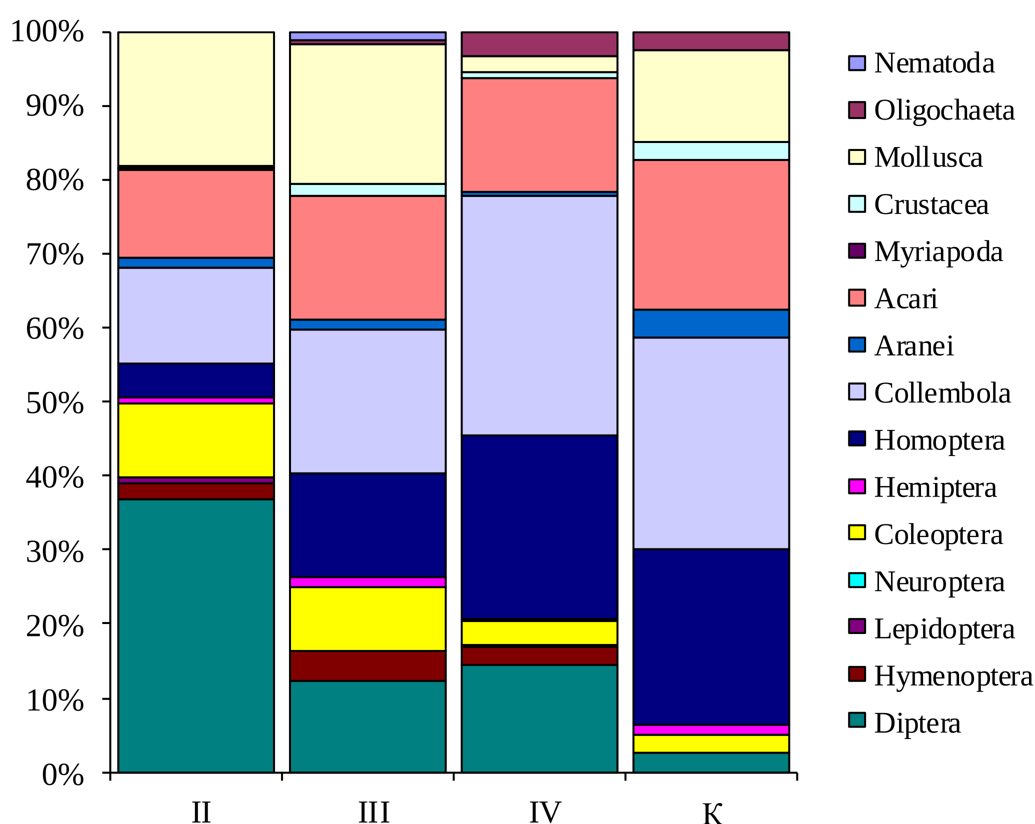
II – зона многоэтажной застройки, III – зона малоэтажной застройки,
IV – лесопарковая зона, К – загородная популяция

Рисунок 6.5 – Суммарная встречаемость полимеризованных вариантов у взрослых особей и сеголеток *L. vulgaris* в градиенте урбанизации (1977–2015 гг.)

Спектр и частота морфологических аномалий обыкновенного тритона на территории городской агломерации определенным образом меняются: в градиенте урбанизации увеличивается число вариантов девиантных форм и их частота, характеризующие качество среды местообитаний. При этом оба показателя выше у взрослых животных, что связано с аккумуляцией девиантных форм в ходе развития и аномальной регенерацией в течение всей их жизни.

Глава 7. СПЕЦИФИКА ТРОФИЧЕСКИХ СВЯЗЕЙ *L. VULGARIS* В ГРАДИЕНТЕ УРБАНИЗАЦИИ

Установлено, что полученные в результате исследования суммарные спектры питания сеголеток из популяций с территорий с различной степенью урбанизации обладают определенной спецификой (Приложение Д, рисунок 7.1, таблица 7.1).



II – зона многоэтажной застройки, III – зона малоэтажной застройки,
IV – лесопарковая зона, К – загородная популяция

Рисунок 7.1 – Спектры питания сеголеток обыкновенного тритона в градиенте урбанизации

Таблица 7.1 – Изменение спектра питания сеголеток обыкновенного тритона в градиенте урбанизации

Таксон	Зона II		Зона III		Зона IV		К	
	% от числа беспозвоночных	% от числа желудков	% от числа беспозвоночных	% от числа желудков	% от числа беспозвоночных	% от числа желудков	% от числа беспозвоночных	% от числа желудков
Nematoda	0	0	1,3	5,2	0	0	0	0
Oligochaeta	0	0	0,3	1,3	3,4	7,4	2,5	3,8
Mollusca	18,0	33,8	19,0	31,2	2,0	3,2	12,5	3,8
Crustacea	0,4	1,5	1,5	6,5	0,8	4,3	2,5	3,8
Myriapoda	0,4	1,5	0	0	0	0	0	0
Acari	11,7	22,1	16,8	29,9	15,3	29,8	20,0	13,2
Aranei	1,3	4,4	1,3	3,9	0,8	3,2	3,8	5,7
Collembola	13, 0	22,1	19,5	33,8	32,2	38,3	28,8	22,6
Homoptera	4,6	10,3	14,0	31,2	24,7	54,3	23,8	24,5
Hemiptera	0,8	2,9	1,3	6,5	0,2	1,1	1,3	1,9
Coleoptera	10,0	22,1	8,6	32,5	3,4	13,8	2,5	3,8
Lepidoptera	0,8	2,9	0	0	0,2	1,1	0	0
Hymenoptera	2,1	4,4	4,1	14,3	2,4	9,6	0	0
Diptera	36,8	27,9	12,4	32,5	14,5	40,4	2,5	1,9

Примечание – зона II – зона многоэтажной застройки, зона III – зона малоэтажной застройки, зона IV – лесопарковая зона, К – загородная популяция

Анализ спектра питания сеголеток *L. vulgaris* из популяции в зоне многоэтажной застройки показал, что доля пустых пищеварительных трактов составляет 7%. В пищеварительных трактах обнаружены представители 13 таксонов. Большую долю (здесь и далее в порядке убывания) составляют Diptera, Mollusca, Collembola. Преобладают двукрылые, которые представлены массовыми видами, а также моллюски, которые представлены как водными формами (*Lymnaea sp.*), так и наземными (*Vallonia pulchella*). В рационе сеголеток

присутствует некоторая доля водных кормов – 5,9%, что говорит о плавном переходе пищевого спектра сеголеток *L.vulgaris* с водного на наземный. Среднее количество пищевых объектов в желудке – 3,5. При этом более часто поедаются (также в порядке убывания) моллюски, двукрылые и в равных долях клещи, коллемболы и жесткокрылые.

При изучении спектра питания сеголеток обыкновенного тритона из популяции зоны малоэтажной застройки установлено, что доля пустых пищеварительных трактов составляет 6,7%. В пищеварительных трактах обнаружены представители 12 таксонов, среди которых больше всего Collembola, Mollusca, Acari. Моллюски представлены как водными (*Lymnaea sp.*), так и наземными формами (*Vallonia pulchella*). Только в выборке из данной популяции зафиксировано присутствие паразитических нематод. Доля водных кормов в рационе сеголеток составляет 3,8%. Среднее количество пищевых объектов на желудок – 5,1. В большем числе желудков отмечены коллемболы, в равной доле жесткокрылые и двукрылые, а затем моллюски.

Исследование суммарного спектра питания сеголеток *L.vulgaris* для лесопарковой зоны показало, что доля пустых пищеварительных трактов составляет 1,8%. В пищеварительных трактах отмечено 12 таксонов, среди которых большая доля принадлежит Collembola, Homoptera, Acari. Коллемболы и двукрылые представлены массовыми видами, а моллюски только водными формами (*Lymnaea sp.*). Доля водных кормов составляет 5%. Среднее количество пищевых объектов в желудке – 5,3. Наиболее часто поедаются равнокрылые, двукрылые и коллемболы.

Анализ суммарного спектра питания сеголеток *L.vulgaris* из загородной популяции выявил наличие 10 таксонов беспозвоночных, где большую долю (как в зоне IV) составили Collembola, Homoptera, Acari. Коллемболы и равнокрылые представлены массовыми видами, моллюски – водными формами (*Lymnaea sp.*). Доля водных кормов в рационе сеголеток – 5%. Среднее количество пищевых объектов в желудке – 1,5. Чаще всего в желудочно-кишечном тракте встречаются равнокрылые, коллемболы, клещи.

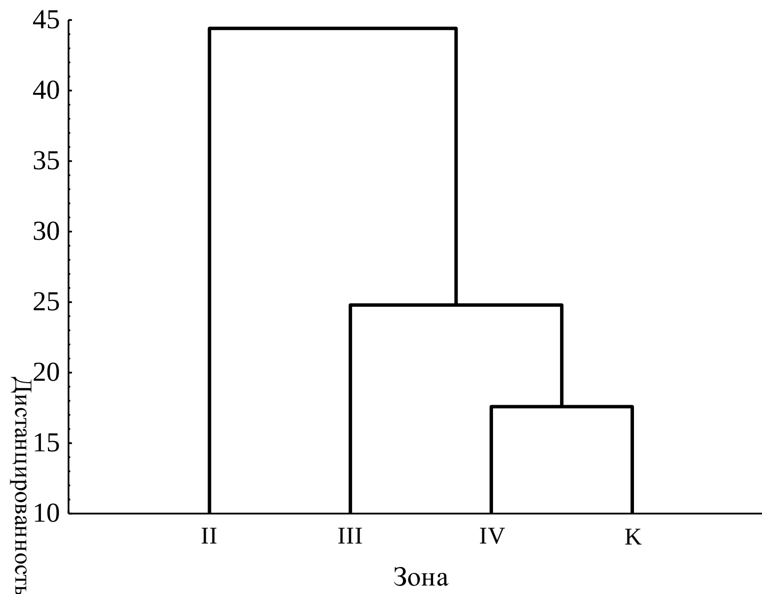
Сравнение перекрывания спектров питания сеголеток *L. vulgaris* в градиенте урбанизации показало снижение степени его сходства с загородной популяцией по мере увеличения степени антропогенной трансформации местообитания (рисунок 7.1, таблица 7.1). Оценка дистанцированности состава пищи животных новой генерации с помощью кластерного анализа также хорошо отражает нарастание уникальности пищевых спектров с ростом урбанизации (рисунок 7.2). Это, на наш взгляд, говорит о наличии трофической специфики постметаморфических *L. vulgaris* на селитебных территориях (зоны II и III). Вероятно, отмеченные особенности трофических спектров определяются встречаемостью беспозвоночных в конкретном местообитании, а также их доступностью для сеголеток обыкновенного тритона (таблица 7.2, рисунок 7.2)

Таблица 7.2 – Степень перекрывания суммарных спектров питания сеголеток обыкновенного тритона по индексу Мориситы

Зона	II	III	IV	К
II	/////////////////			
III	0,79	///////////////		
IV	0,62	0,83	///////////////	
К	0,52	0,88	0,92	/////////////////

Примечание – II – зона многоэтажной застройки, III – зона малоэтажной застройки, IV – лесопарковая зона, К – загородная популяция

В желудочно-кишечных трактах сеголеток из популяций с урбанизированных территорий был выявлен наиболее широкий спектр пищевых объектов, включающий в себя в разных зонах 12-13 таксонов. Узкий спектр питания сеголеток обыкновенного тритона в загородной популяции, вероятно, связан с бедностью потенциального спектра беспозвоночных в конкретном местообитании, а также, возможно, особенностью рациона, включающего больше мягких кормов, плохо сохраняющихся в пищеварительном тракте животных.

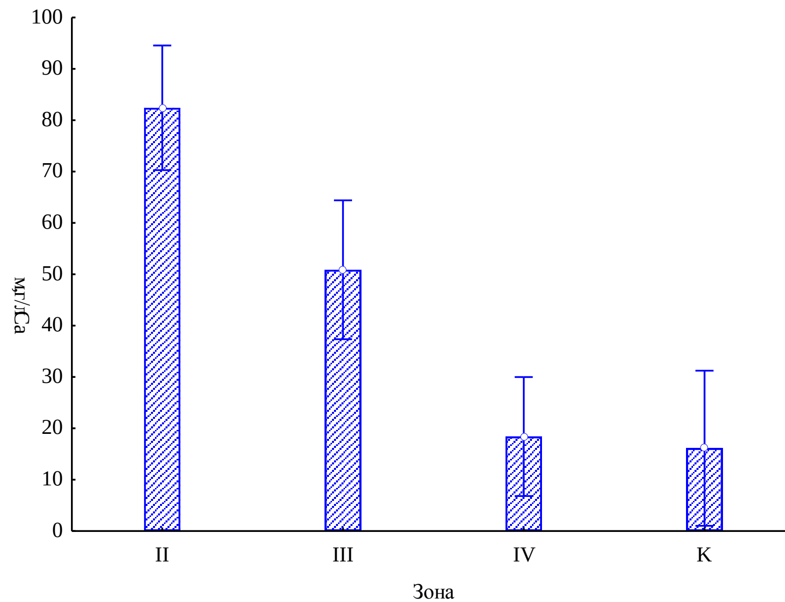


II – зона многоэтажной застройки, III – зона малоэтажной застройки, IV – лесопарковая зона, К – загородная популяция

Рисунок 7.2 Дистанцированность суммарных спектров питания в *L.vulgaris*

Широкий спектр пищевых объектов в рационе *L. vulgaris* на урбанизированных территориях, может быть связан с более плавным переходом сеголеток с питания водными кормами на наземные, что обусловлено пространственной ограниченностью наземной площади местообитаний. В зоне многоэтажной застройки основу пищевого спектра составляет один таксон – Diptera, что отражает значительную неравномерность потенциального спектра в местообитании данной зоны (с самым высоким индексом доминирования Бергера-Паркера 0,37 против 0,28 в загородной популяции). Как уже было отмечено выше, спецификой местообитаний *L. vulgaris* в зоне II является высокий уровень минерализации воды в целом (рисунок 3.3), в том числе повышенное содержание кальция (рисунок 7.3), которому сопутствует увеличение плотности кальцефильных животных (наземных и водных раковинных моллюсков), что обеспечивает интенсификацию биогенного круговорота ряда химических элементов (Вершинина, 2011). Этой геохимической особенностью местообитаний зон II и III объясняется присутствие большего количества кальцефильных животных (раковинных моллюсков) в питании сеголеток, что в ранних исследованиях питания сеголеток *L. vulgaris* на селитебной территории не

отмечалось (Вершинин, 1983). Исследования, выполненные на популяции обыкновенного тритона, населяющего пригород г. Тбилиси (Кузьмин и др., 1987) (Приложение Е), не выявили подобной закономерности (преобладают жесткокрылые, двукрылые и перепончатокрылые) (Приложение Д).



II – зона многоэтажной застройки, III – зона малоэтажной застройки, IV – лесопарковая зона, К – загородная популяция

Рисунок 7.3 – Содержание ионов Ca^{2+} в нерестовых водоемах *L. vulgaris*

Исследование изменчивости степени зарастания срединного шва черепа сеголеток в градиенте урбанизации (Вершинин и др., 2016, в печати) показало, что степень смыкания срединного шва черепа сеголеток обыкновенного тритона коррелирует (R=0,985, p=0,015) с уровнем минерализации поверхностных вод, в которых протекает развитие *L. vulgaris*. Условия повышенной минерализации, а также высокая доля кальцефильных организмов в питании способствуют ускорению оссификации костей черепа сеголеток обыкновенного тритона.

Сравнительный анализ трофических преферендумов сеголеток других видов, населяющих одно местообитание с обыкновенным тритоном, выявил ряд различий. Так, при совместном обитании *L. vulgaris* и *S. keyserlingii* (в зоне IV) степень перекрывания спектров питания по индексу Мориситы в целом составляет 67% (рисунок 7.4). При этом в зависимости от сезона этот показатель может меняться от 53% в июле до 80,7% в августе для одного и того же

местообитания. Разнообразие содержимого желудочно-кишечного тракта тритонов выше, нежели у углозубов. Так, у сеголеток *L. vulgaris* (при наличии 12 таксонов) преобладают Collembola – 25.7%, Acari – 20,2%, Homoptera – 23.5%. А у ювенильных особей сибирского углозуба (общее число таксонов 10) преобладают Diptera – 48,2%, Homoptera – 17,2%. Данные различия объясняются видовой спецификой исследуемых животных, связанной с микробиотопической локализацией, а также размерно-конституционными особенностями сеголеток углозуба и тритона, определяющими возможности потребления тех или иных пищевых объектов (Кузьмин, 1992).

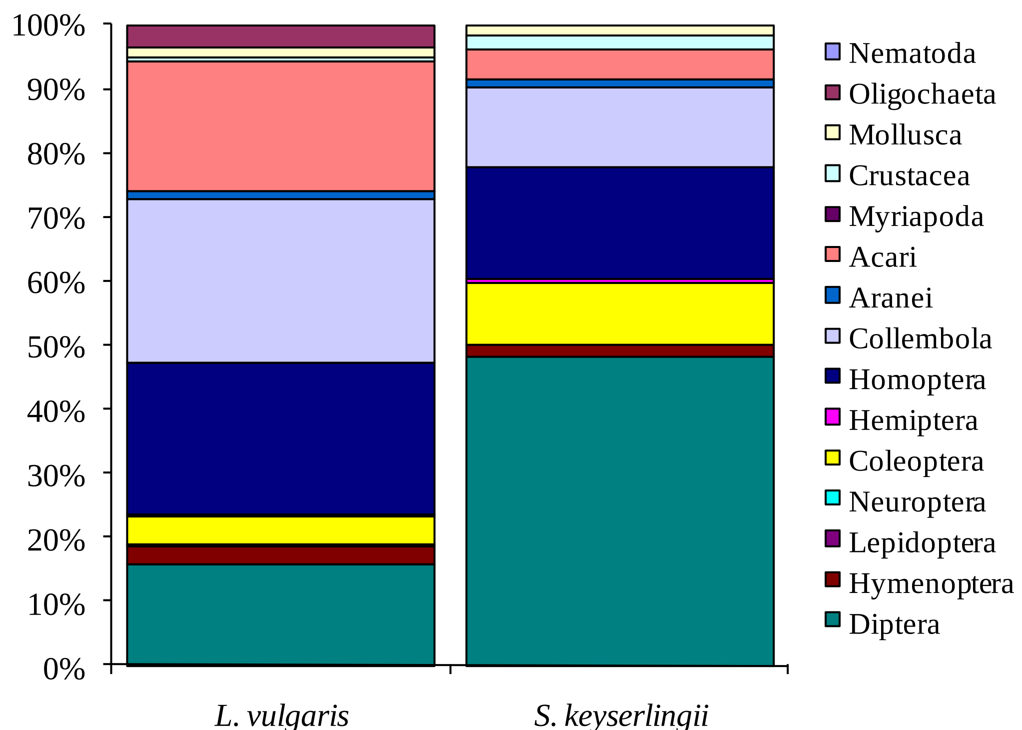


Рисунок 7.4 Суммарные спектры питания обыкновенного тритона и сибирского углозуба

Сравнение спектров питания сеголеток *L. vulgaris* с совместно обитающими бесхвостыми в зоне многоэтажной застройки – аборигенным *R. arvalis* и видом-вселенцем – *P. ridibundus* показало, что в первом случае они перекрываются на 97,8%, а во втором – на 25,3% (рисунок 7.5). Различия в пространственной локализации – наземная у тритонов и водная у озерных лягушек, конституционные и поведенческие особенности определяют то, что у *L. vulgaris* в

рационе встречается больше Diptera, Mollusca и Collembola, которые отсутствуют у сеголеток озерной лягушки. При этом сходство спектров сеголеток озерной и остромордой лягушек составляет 33%. Сходство наземной локализации сеголеток остромордой лягушки и тритона в условиях пространственно-ограниченного местообитания зоны II при преобладании доли Diptera определяет высокую степень перекрывания спектров. Интересным фактом является то, что в июле 1977 г. (Вершинин, 1983) спектр питания совместно обитавших сеголеток обыкновенного тритона в зоне малоэтажной застройки (местообитание ЦПК и О) включал в себя 5 групп (перепончатокрылых, двукрылых, жесткокрылых, равнокрылых и коллембол) и перекрывался с таковым у сеголеток травяной лягушки на 74,5 %, а с сеголетками остромодой – только на 61,6% при сходстве спектров *R. arvalis* и *R. temporaria* – 90,9%.

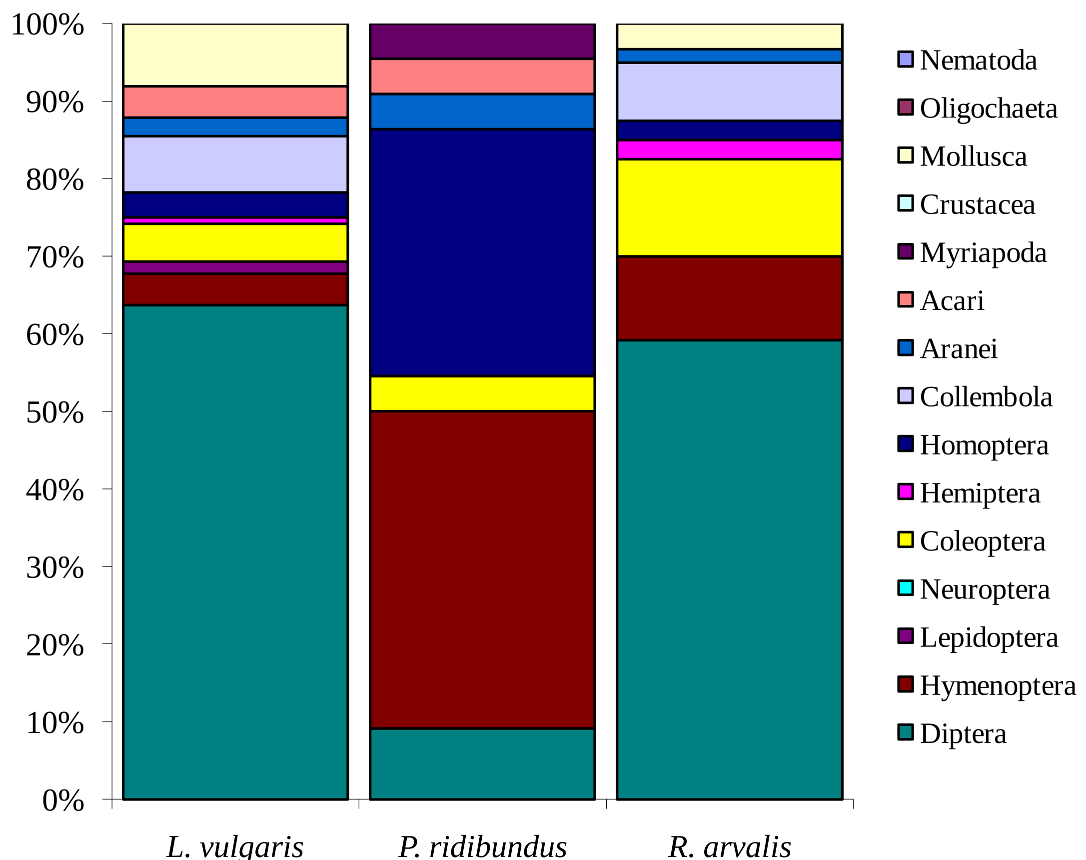


Рисунок 7.5 – Спектры питания земноводных из зоны многоэтажной застройки.

В спектрах питания сеголеток *L. vulgaris* из популяций селитебной территории городской агломерации преобладают коллемболы, моллюски и двукрылые. В выборках из популяций лесопарковой зоны и загородной популяции – коллемболы, равнокрылые и клещи. Спектр питания обусловлен распространенностью тех или иных видов кормов, а также их доступностью. Значительные различия трофической специфики постметаморфических *L. vulgaris* селитебных территорий, а также лесопарковых и загородной популяции связаны с высокой уникальностью местообитаний зон II и III. Пространственная ограниченность наземной части местообитаний, высокое содержание мертвой органики и минеральных веществ на территории селитебной части города определяют наличие в питании определенной доли водных кормов, большого числа таких редуцентов-деструкторов как коллемболы, а также кальцефильных животных (наземных и водных раковинных моллюсков).

Таким образом, спектр питания сеголеток *L. vulgaris*, населяющих урбанизированные территории, в начальный период их наземной жизни представлен 14 таксонами беспозвоночных: Nematoda, Oligochaeta, Mollusca, Acari, Aranei Crustacea, Myriapoda, Collembola, Homoptera, Hemiptera, Coleoptera, Diptera, Hymenoptera, Lepidoptera.

Трофический спектр популяций лесных и лесопарковых местообитаний характеризуется большей долей равнокрылых и червей.

Аккумулирующий характер экосистем города обуславливает повышенную эвтрофицированность и минерализацию среды местообитаний, влияющих на структурную специфику сообществ беспозвоночных – потенциальных пищевых объектов обыкновенного тритона.

В целом можно заключить, что роль сеголеток обыкновенного тритона в системе биоценотических связей экосистем селитебной части города меняется в сторону интенсификации биогенного круговорота кальция, что отражается на скорости формирования скелетных структур.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

С момента расселения обыкновенного тритона из ледниковых рефугиумов в течение голоцена формировался современный ареал, который располагается от Британских островов до Красноярского края. Еще недавно в начале 20 века на восточном склоне Урала и восточном Зауралье ареал обыкновенного тритона простирался от севера Арала (дельты р. Сыр-Дарьи), через Мугоджары (Скоринов и др., 2008) до широты Оуса (Вершинин, 2007). В настоящее время обитание тритона в упомянутых выше южных пределах не подтверждается (Вершинин перс. сообщ.). Позже в связи с похолоданием и иссушением климата ареал обыкновенного тритона сократился в южных частях его ареала. В итоге, распространение вида за Уралом представляет сужающуюся полосу, которая с юга лимитирована низкой влажностью и отсутствием пригодных для обитания биотопов, а с севера, вероятно, зимними температурами припочвенного слоя и глубиной промерзания почвы (Скоринов и др., 2008).

В течение 19–20 в. широкое распространение обыкновенного тритона в пригородах городов, парках, садах и ряде других антропогенных модификаций естественных ландшафтов отмечалось на всех участках его обширного ареала в Европе и Азии. Этот вид легко осваивает водоемы искусственного происхождения (питьевые водоемы для скота, декоративные парковые пруды, пожарные водоемы и придорожные кюветы) при начальных стадиях антропогенной трансформации ландшафтов.

На восточном склоне Уральских гор обыкновенный тритон также широко распространен в различных антропогенных модификациях ландшафтов, где изменение температурного режима, освещенности, уплотнение подстилки, изменения растительных сообществ и припочвенного микроклимата приводят к резкому сокращению численности и распространения сибирского углозуба, чья ниша близка к *L. vulgaris*. В итоге в лесопарковых зонах городов и рекреационных зонах наблюдается неконкурентное замещение углозуба тритоном и рост численности его популяций. Трансформация условий местообитаний на урбанизированных территориях идет таким образом, что до определенной

степени антропогенных преобразований складывается благоприятная для популяций обыкновенного тритона обстановка – значения pH (обычно слабокислые в природных водоемах) приближаются к нейтральным или слабощелочным, растет освещенность и прогреваемость водоемов. При умеренной антропогенной модификации естественных сообществ численность репродуктивной части популяций обыкновенного тритона может исчисляться тысячами. Благодаря обилию водоемов искусственного происхождения, появившихся на месте горных выработок, работы драг, гидроотвалов и другой техногенной активности распространение и численность *L. vulgaris* на восточном склоне Уральских гор довольно высоки. На селитебных территориях среди присутствующих аборигенных видов бесхвостых близкую нишу еще недавно занимала травяная лягушка – перекрывание спектров питания сеголеток этих видов в зоне II составляло 74,5%. В настоящее время примерно с 2008 г. этот вид вымирает на городских территориях, и его ниша также отчасти заполнялась обыкновенным тритоном. Нечто сходное мы видим на территории Британских городов, где тритон сохраняется в изолированных местообитаниях даже после исчезновения всех других видов (Beebee, 1973). Этому способствуют его экологическая пластичность, скрытный образ жизни, способность передвигаться по вертикальным поверхностям колодцев и техногенных ям, где другие виды земноводных перемещаться не могут и оказываются в ловушке.

Адаптация городских популяций обыкновенного тритона к условиям городской среды выражается в преимущественном выживании крупных особей, с иным объемно-поверхностным соотношением, обеспечивающим толерантность к высоким концентрациям поллютантов. Укрупнение размеров самок и увеличение их доли в популяциях обеспечивает повышение репродуктивного потенциала популяции в условиях дестабилизированной среды городских местообитаний.

Одной из проблем городских популяций обыкновенного тритона является фрагментация ареала и сокращение наземных площадей местообитаний, пространственная изоляция локальных популяций и высокий уровень загрязнения среды. Чувствительность вида к химическому загрязнению и канцерогенам с одной стороны делает их индикаторами поллютантов, с другой – способствует

увеличению доли отклонений онтогенеза, а также аномальной регенерации, что приводит к эффекту суммирования морфологических девиаций в ходе всей жизни животных. Спектры аномалий морфогенеза в азиатской и европейской частях ареала обладают рядом различий при большей уникальности европейских форм. Повышение щелочности среды в селитебной части города ведет к увеличению риска поражения грибковыми заболеваниями, которые в малочисленных изолятах с высокой локальной плотностью животных и низкой степенью гетерозиготности в ряде случаев способны уничтожить новую генерацию. К негативным эффектам урбанизации также следует отнести увеличение индекса сердца за счет компенсаторной гипертрофии миокарда и рост индекса печени в зоне II, как реакции на высокие концентрации поллютантов в среде. Аккумуляция в среде городских местообитаний минеральных веществ, в том числе кальция, приводит к росту доли кальцефильных беспозвоночных и соответственно, резкому повышению их встречаемости в питании (в 10 раз), что значительно усиливает биогенный круговорот веществ в селитебных местообитаниях с одной стороны и приводит к акселерации процессов оссификации скелетных структур у животных из популяций селитебной части городской агломерации с другой (Вершинин и др., в печати).

При исчезновении городских популяций обыкновенного тритона их восстановление невозможно без вмешательства человека в силу фрагментации городской среды и наличия изоляционных барьеров. Потенциально *L. vulgaris* способен заселять вторичные, восстановленные местообитания, что было подтверждено экспериментально.

Результаты исследования специфики популяций обыкновенного тритона в условиях урбанизированной среды имеют теоретическое значение для развития представлений о роли среды в формировании морфооблика и функциональной специфики популяций, а также обладают практической значимостью для организации грамотных мер охраны, восстановления исчезнувших популяций, возможности оценки здоровья городской среды в случае использования вида в биоиндикации и экологическом мониторинге.

ВЫВОДЫ

1. Распространение *L. vulgaris* на урбанизированных территориях определяется рядом абиотических и биотических преферендумов. Так, водная среда характеризуется хорошей прогреваемостью, нейтральным или слабощелочным pH при повышенной минерализации. Положительную роль играет наличие водной растительности и отсутствие хищных рыб.
2. Основными причинами сокращения численности и распространения *L. vulgaris* на урбанизированных территориях являются уничтожение ряда местообитаний в зоне малоэтажной и многоэтажной застройки, значительное усиление уровня загрязнения нерестовых водоемов, а также появление и распространение опасного для обыкновенного тритона вида-вселенца – ротана.
3. В градиенте урбанизации при преобразовании исходных растительных сообществ обыкновенный тритон – более эвритопный и экологически пластичный вид, неконкурентно замещает сибирского углозуба, численность которого сокращается в ходе антропогенной трансформации местообитаний.
4. Количественные оценки обилия обыкновенного тритона на основе числа размножающихся животных показали, что в настоящее время, по сравнению с лесопарковой зоной, размер популяций в селитебной части города невелик, что связано с уничтожением ряда крупных изолятов в ходе хозяйственно-производственной деятельности.
5. Наряду с выраженными половыми различиями по размерам и пропорциям тела, в градиенте урбанизации отмечается значимое увеличение длины тела самок и, соответственно, ряда пропорций тела.
6. Установлен ряд уникальных для азиатской части ареала *L. vulgaris* вариантов морфологических аномалий. При этом своеобразие спектра девиантных форм в европейской части ареала заметно превышает азиатскую (11 против 6 соответственно).

7. Установлено, что ширина спектра и частоты внешних морфологических отклонений увеличиваются в градиенте урбанизации, за счет суммирования аномалий развития и регенерации в условиях загрязнения и антропогенной дестабилизации среды.
8. Эвтрофицированность и высокая минерализация среды местообитаний селитебной части города существенно влияют на состав потенциальных пищевых объектов обыкновенного тритона.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях / Ю.П. Алтухов ; отв. ред. Л. А. Животовский. – М.: Академкнига, 2003. – 431 с.

2. Ананьева Н. Земноводные и пресмыкающиеся / Н. Ананьва. – М. : ABF, 1998. – 576 с.

3. Ануфриев В. М. Фауна европейского Северо-Востока / В. М. Ануфриев, Ф. В. Бобрецов. – СПб. : Наука, 1996. – Т. IV : Амфибии и рептилии. – 130 с.

4. Бакиев А. Г. Материалы к кадастру земноводных и пресмыкающихся Самарской области / А. Г.Бакиев, А. И. Файзулин // Материалы к кадастру амфибий и рептилий бассейна Средней Волги. – Нижний Новгород, 2002. – С. 97-132.

5. Балахонов А. В. Ошибки развития / А. В. Балахонов. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1990. – 280 с.

6. Банников А. Г. Земноводные и пресмыкающиеся СССР / А. Г.Банников, И. С.Даревский, А. К.Рустамов. – М. : Мысль, 1971. – 303 с.

7. Банников А. Г. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР / А. Г. Банников, И. С. Даревский, В. Г. Ищенко. – М. : Просвещение, 1977. – 414 с.

8. Бей–Биенко Г. Я. Общая энтомология / Г. Я Бей–Биенко. – М.: Высш. Шк., 1971. – 479 с.

9. Белова В.Т. Некоторые данные по биологии бесхвостых амфибий на юге Приморья / В.Т.Белова, В.А. Костенко // Охрана природы и рациональное использование природных ресурсов. – Хабаровск, 1976. – С.58-60.

10. Беляев Д. К. О некоторых моментах стабилизирующего и дестабилизирующего отбора / Д. К. Беляев // История и теория эволюционного учения. – Л., 1974. – Вып. 2. – С. 76-84.

11. Беляев Д. К. Дестабилизирующий отбор как фактор изменчивости при доместикации животных / Д. К. Беляев // Природа. – 1979. – № 2. – С. 36-45.

12. Берзин Д.Л. Специфика распространения обыкновенного тритона (*Lissotriton vulgaris* l. 1758) на урбанизированных территориях : материалы конф. молодых ученых, 13–17 апр. 2015 г. / Д. Л. Берзин — Екатеринбург, 2015. – С. 18-22.

13. Берзин Д.Л. Особенности трофологии сеголеток обыкновенного тритона (*Lissotriton vulgaris* L.) на урбанизированных территориях / Д.Л. Берзин, В.Л. Вершинин // Вестник УдГУ. Сер. Биология. Науки о Земле. в 2016. – Т.26, вып. 2. – С.114-120.

14. Блинова Т.К. Земноводные северной лесостепи Зауралья / Т. К. Блинова // Вид и его продуктивность в ареале. – Свердловск, 1984. – Ч.5. – С. 5-6.

15. Большаков В. Н. Специфика формирования видовых сообществ животных на техногенных и урбанизированных ландшафтах / В. Н.Большаков, О. А.Пястолова, В. Л. Вершинин // Экология. – 2001. – № 5. – С. 349-354.

16. Большаков В.Н. Амфибии и рептилии Среднего Урала / В.Н.Большаков, В.Л.Вершинин. – Екатеринбург, 2005. –126 с.

17. Борхвардт В. Г. Адаптивность, отбор и направленная эволюция / В. Г. Борхвардт // Вестн. ЛГУ. – 1983. – Т. 21, вып. 4. – С. 6-16.

18. Бугаева Е. А. Влияние антропогенных факторов на рост, развитие и выживаемость личинок остромордой лягушки (*Rana arvalis Nilss*.) : автореф… канд. биол. наук / Бугаева Е. А. – Свердловск, 1983. – 24 с.

19. Вернадский В. И. Химическое строение биосферы Земли и ее окружения / В. И. Вернадский. – М.: Наука, 1965. –374 с.

20. Вернадский В.И. Живое вещество / В. И. Вернадский. – М., 1978. – 358 с.

21. Вершинин В.Л. Предварительная оценка влияния антропогенных факторов на амфибий Свердловска / В. Л. Вершинин // Проблемы экологии, рационального использования и охраны природных ресурсов на Урале. – Свердловск, 1980. – С.117-118.

22. Вершинин В. Л. Амфибии городских ландшафтов / В. Л.Вершинин , Л. Я. Топоркова // Фауна Урала и европейского Севера. – Свердловск, 1981. – С. 48—56.

23. Вершинин В.Л. Видовой состав и биологические особенности амфибий ряда промышленных городов Урала : автореф. дис. ...канд. биол. наук / Вершинин В.Л. – Свердловск, 1983. – 24 с.

24. Вершинин В. Л. Адаптивные особенности группировок остромордой лягушки в условиях крупного города / В. Л. Вершинин // Экология. – 1987. – № 1. – С.46-50.

25. Вершинин В.Л. Плотность в группировках остромордой лягушки в зависимости от степени урбанизации / В.Л.Вершинин, С.В. Криницын // Проблемы экологического мониторинга и научные основы охраны природы на Урале. – Свердловск, 1985. – С.9-10.

26. Вершинин В. Л. Морфологические аномалии амфибий городской черты / В.Л. Вершинин // Экология. – 1989. – № 3. – С. 58-66

27. Вершинин В. Л. Видовой комплекс амфибий в экосистемах крупного промышленного города / В.Л. Вершинин // Экология. – 1995. – № 4. – С. 299 – 306.

28. Вершинин В. Л. Обыкновенный тритон (*Triturus vulgaris* (L.)) в экосистемах города / В.Л. Вершинин // Экология. – 1996. – № 2. – С. 137 – 141.

29. Вершинин В. Л. Экологические особенности популяций амфибий урбанизированных территорий : автореф…д-ра биол. наук / В.Л. Вершинин. – Екатеринбург, 1997. – 49 с.

30. Вершинин В. Л. Пути адаптациогенеза наземной фауны к условиям техногенных ландшафтов / В. Л. Вершинин, С. Д. Середюк, Н. Ф. Черноусова– Екатеринбург : Изд-во УрО РАН, 2006. – 183 с.

31. Вершинин В. Л. Амфибии и рептилии Урала / В.Л. Вершинин. – Екатеринбург: УрО РАН, 2007. – 170 с.

32. Вершинин В. Л. Амфибии как индикаторы состояния экосистем / В.Л. Вершинин // Урбоэкосистемы: проблемы и перспективы развития : материалы III Междунар. науч.-практ. конф. – Ишим, 2008. С. 171-173.

33. Вершинин В. Л. Урбанистический градиент и его многолетняя динамика как основа эффективного контроля состояния популяций амфибий / В. Л. Вершинин // Вопросы герпетологии. Материалы Четвертого съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского. – СПб : Русская коллекция, 2011. – С. 56-65.

34. Вершинин В. Л. Хвостатые земноводные Среднего Урала как индикатор антропогенных преобразований среды / В.Л. Вершинин // Биологические системы: устойчивость, принципы и механизмы функционирования : материалы IV Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием. Нижний Тагил, 26-29 марта 2012 г. – Нижний Тагил, 2012. – Ч. 1. – С. 81-82.

35. Вершинин В.Л. Влияние локальных изменений климата на земноводных как отражение глобальных процессов / В.Л.Вершинин, С.Д. Вершинина // Праці Украіньского Герпетологічного Товариства. – 2013. – №4. – С. 42-48.

36. Вершинин В. Л. Тераты как «зеркало эволюции» / В.Л. Вершинин // Аномалии и патологии амфибий и рептилий: методология, эволюционное значение, возможность оценки здоровья среды : материалы Международ. школы-конф., Екатеринбург, 23-26 сент. 2014 – Екатеринбург, 2014. – С. 45-52.

37. Вершинин В. Л. Функциональные особенности популяций амфибий в градиенте урбанизации / В.Л. Вершинин // Изв. Самар. научн. центра РАН. – 2014. – Т. 16, №5(1). – С. 344-348.

38. Вершинин В.Л. Основы методологии и методы исследования аномалий и патологий амфибий : [учебное пособие] / В.Л. Вершинин Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2015. – 80 с.

39. Вершинина С. Д. Структура почвенной мезофауны в градиенте урбанизации / С. Д. Вершинина // Вестн. Удмурт. ун-та. Биология. Науки о земле. – 2011. – Вып. 2 – С. 84 – 89.

40.Войткевич А. А. Массовое образование дополнительных задних конечностей у озерной лягушки / А. А. Войткевич // Журн. общ. биологии. – 1965. – Т. 26, № 1. – С. 56-62.

41.Воронов Г. А. Животные города Перми. Позвоночные : монография / Г. А. Воронов. – Пермь: Форвард-С, 2009. – 296 с.

42.Воронцова М. А.Тритон и аксолотль / М. А.Воронцова, Л. Д.Лиознер, И. В. Маркелова. – М.: Совет. наука, 1952. – 295 с.

43.Ганеев И.Г. Амфибии как энтомофаги в лесных экосистемах Волжско-Камского края : автореф. дис... канд. биол. наук / Ганеев И.Г. –М., 1991. – 24 с.

44.Гаранин В. И. Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края / В. И. Гаранин. – М.: Наука, 1983. – 173 с.

45.Гаранин В. И. Материалы по экологии тритонов Раифского леса / В. И.Гаранин, А. Ю. Попов // Изв. Казанского филиала АН СССР. Сер. Биол. – 1958. – № 6. – С. 89 – 94.

46.Гаранин В. И. К вопросу о роли земноводных в жизни птиц / В. И.Гаранин // Природные ресурсы Волжско-Камского края (животный мир). – М.,1964. – Т. 5. – С. 112-126.

47.Гаранин В.И. О месте амфибий и рептилий в биогеоценозах антропогенного ландшафта / В.И. Гаранин // Вопросы герпетологии. – Л.,1977. – С.63-64.

48.Гильманов Т.Г. Введение в количественную трофологию и экологическую биоэнергетику позвоночных в наземных экосистемах I. Основные модели. Пойкилотермные животные / Т.Г. Гильманов. – М.: Изд-во МГУ, 1987. – 180 с.

49.Гоголева Н.П. Некоторые закономерности линейного и весового роста амфибий / Н.П. Гоголева // Экология. – 1985. – №1. – С.61-66.

50.Грефнер Н. М. Явление ретардации личиночного развития у амфибий и дисхемия пресных вод / Н. М.Грефнер, Э. И. Слепян // Вопросы герпетологии : реф. докл. VII Всесоюз. герпет. конф. – Киев, 1989. – С. 68 – 69.

51.Замалетдинов Р. И. Морфологические аномалии в городских популяциях бесхвостых амфибий (на примере г. Казани) / Р. И. Замалетдинов // Соврем. герпетология. – 2003. – Т. 2. – С. 148-153.

52.Замалетдинов Р.И. Земноводные и пресмыкающиеся / Р.И.Замалетдинов, И.З. Хайрутдинов // Экология города Казани. – Казань, 2005. – С 191-204.

53.Иванова Н. Л. Об использовании личинок амфибий в качестве биологических индикаторов состояния водоемов / Н. Л. Иванова// Проблемы экологии Прибайкалья. – Иркутск, 1982. – Ч.5. – С.79-80.

54.Ирихимович А.И. Влияние света на скорость развития головастиков Rana temporaria / А.И. Ирихимович // Докл. АН СССР. – 1947. – Т. 55,№2. – С. 177-180.

55.Ищенко В.Г. О роли изоляции и конкретных условий среды в формировании особенностей популяций обыкновенного тритона / В.Г. Ищенко // Четвертая межвуз. зоогеограф. конф. : тез. докл. – Одесса, 1966. – С.115-116.

56.Ищенко В. Г. Изменчивость скорости роста и развития личинок сибирского углозуба и обыкновенного тритона в естественных условиях / В. Г. Ищенко // Особенности роста животных и среда обитания. – Свердловск, 1984. – С. 26 – 36.

57.Коваленко Е. Е. Аномалии позвоночника бесхвостых амфибий / Е. Е. Коваленко – СПб.: Изд-во СПбГУ, 1992. – 142 с.

58.Коваленко Е. Е. Изменчивость посткраниального скелета бесхвостых амфибий (Amphibia, Anura) : дис. ... д-ра биол. наук / Коваленко Е. Е. – СПб., 2000. – 117 с.

59.Красилов В. А. Нерешенные проблемы эволюционного учения / В. А. Красилов. – Владивосток, ДВНЦ АН СССР, 1986. – 61 с.

60.Красная книга Томской области / отв. ред. А. С. Ревушкин. — Томск: Изд-во Томск. ун-та, 2002. — 402 с.

61.Красная книга Алтайского края.. — Барнаул: Алтай, 2006. – Т. 2: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных. – 211 с.

62.Красная книга Кемеровской области.– 2-е изд., перераб. и доп. — Кемерово: Азия принт, 2012. — Т. 2. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных. – 192 с.

63.Красная книга Красноярского края: в 2 т. — 3-е изд., перераб. и доп. — Красноярск : СФУ, 2012. — Т. 1 : Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных / гл. ред. А. П. Савченко. — 204 с.

64.Красная книга Омской области / отв. ред. Г. Н. Сидоров, Н. В. Пликина. — 2-е изд., перераб. и доп. — Омск : Изд-во ОмГПУ, 2015. — 636 с.

65.Кузьмин С. Л. Интенсивность потребления пищи и размеры добычи у сибирского углозуба в онтогенезе / С. Л. Кузьмин // Экология. – 1984. – №5. – С. 42 – 49.

66.Кузьмин С. Л. Особенности питания сибирского углозуба разных микропопуляций / С. Л. Кузьмин // Вопросы герпетологии : реф. докл VI Всесоюз. герпетол. конф. – Л., 1985. – С. 116 – 117. Кузьмин С. Л. Возрастная динамика питания симпатрических тритонов / С. Л.Кузьмин // Зоолог. журн. – 1987. – Т. 66, вып. 2. – С. 244 – 259.

67.Кузьмин С. Л. Динамика питания обыкновенного тритона (*Triturus vulgaris*) в ходе онтогенеза / С. Л.Кузьмин, И. Г. Мещерский // Зоологический журнал. – 1987. – Т. 66, вып. 1. – С. 75 – 84.

68.Кузьмин С. Л., Тархнишвили Д. Н. Возрастная динамика питания симпатрических тритонов Кавказа / С. Л.Кузьмин, Д. Н. Тархнишвили // Зоол. журн. – 1987. – Т. 66,№. 2. – С. 82-86.

69.Кузьмин С. Л. Трофология хвостатых земноводных. Экологические и эволюционные аспекты / С. Л. Кузьмин. – М. : Наука, 1992. – 168 с.

70.Кузьмин С.Л. Земноводные бывшего СССР / С. Л.Кузьмин. – М. : Тов-во науч. изд. КМК, 1999. – 298 с.

71.Кузьмин С. Л. Конспект фауны земноводных и пресмыкающихся России / С. Л.Кузьмин, Д. В.Семенов . – М. : Тов-во науч. изд. КМК, 2006. – 140 с.

72. Кузьмин С. Л., Земноводные бывшего СССР / С.Л. Кузьмин ; Рос. акад. наук, Ин-т проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова. – Изд. 2-е перераб. – М. : Товарищество научных изданий КМК, 2012. – 370 с.

73. Куранова В. Н. Особенности биологии амфибий и рептилий крупного города / В.Н. Куранова // Вопросы герпетологии. – Киев, 1989. – С. 132 – 133.

74. Куранова В. Н. Особенности биологии амфибий и рептилий крупного города / В. Н. Куранова // Вопр. герпетологии. – Киев, 1989. – С. 132-133.

75. Куранова В.Н. Антропическое воздействие на земноводных и пресмыкающихся. Проблемы их охраны на юго-востоке Западной Сибири / В.Н. Куранова // Амфибии и рептилии в Западной Сибири: сохранение биоразнообразия, проблемы экологической этики и экологического образования. – Новосибирск, 2003. – С. 39-51.

76. Кутикова Л. А. Определитель пресноводных беспозвоночных европейской части СССР (Планктон и бентос) / Л. А. Кутикова, ред. Я. И. Старобогатов. – Л. : Гидрометеоиздат, 1977. – 511 с.

77. Лада Г. А. Эколого-фаунистический анализ амфибий Центрального Черноземья : автореф. дис. … канд. биол. наук. / Г. А. Лада. – СПб., 1993. – 22 с.

78. Лебединский А. А. Особенности размещения амфибий на урбанизированной территории / А. А. Лебединский // Назем. и вод. экосистемы – Горький, 1981. – Вып. 4. – С. 49 – 56.

79. Литвинчук С.Н. Аномалии у двух видов тритонов на северо-западе России:сравнительный анализ / С. Н. Литвинчук // Аномалии и патологии амфибий и рептилий: методология, эволюционное значение, возможность оценки здоровья среды : материалы международной школы–конференции. – Екатеринбург, 2014. – С. 127 – 135.

80. Мамаев Б. М. Определитель насекомых по личинкам / Б. М. Мамаев. – М. : Просвещение, 1972. – 400 с.

81. Мантейфель Ю.Б. Зрительная система и поведение бесхвостых земноводных / Ю. Б. Мантейфель. – М.: Наука, 1977. – 266 с.

82.Марголис С. Э. Хеморецепция у водной формы тритонов (электромиографическая регистрация буккальных движений) / С. Э. Марголис // Химические сигналы животных. – М.,1982. – С. 235.

83.Мисюра А. Н. Экология фонового вида амфибий центрального степного Приднепровья в условиях промышленного загрязнения водоемов: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Мисюра А. Н.; Ин-т эволюц. морфологии и экологии животных им. А. Н. Северцева. – М., 1989. – 16 с.

84.Моткова М. Ю. О питании и экологии личинок бесхвостых амфибий / М. Ю. Моткова // Вопр. герпетологии. – Ленинград, 1977. – С. 148 – 149.

85.Некрасова О.Д. Случай массовой полимелии у озерных лягушек (*Rana ridibunda* Pall., 1771) Киева / О. Д. Некрасова С. В. Межжерин, С. Ю. Морозов-Леонов, Ю. М. Сытник // Науковий вісник Ужгородського університету, серія біологія. – 2007. – Вип. 21. – С. 92–95.

86.Неустроева Н. С. Скелетные отклонения сеголеток бесхвостых амфибий в условиях урбанизации / Н. С. Неустроева, В. Л. Вершинин // Вестн. Оренбург. гос. ун-та. - 2011. – № 4. – С. 85-90.

87.Никольскiй А. М. Фауна Россiи и сопредельных стран. Земноводныя / А. М. Никольскiй. – Петроград, 1918. – 309 с.

88.Одум Ю. Основы экологии / Ю. Одум. - М.: Мир, 1975. - 740 с.

89.Островских С. В. Находка неотенических личинок обыкновенного тритона (*Tritvrus vulgaris lantzi,* Wolt, 1914) в Краснодарском крае / С. В. Островских, Г. К. Плотников, И. А. Хасанов // Актуальные вопр. экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий : материалы XVI межреспуб. науч.-практ. конф. Краснодар, 25 апреля 2003 г. - Краснодар, 2003. - С. 88-89.

90.Папанян С.Б. Данные о значении зеленой жабы в сельском хозяйстве Армянской ССР / С. Б. Папанян // Изв. АН Армян. ССР. – 1949. – Т.11, № 6. – С. 587-595.

91.Пестов М .В. Амфибии и рептилии Нижегородской области / Пестов М .В., Маннапова Е. И., Ушаков В. А., Катунов Д. П., Бакка С. В., Лебединский А.

А., Турутина Л. В. : Материалы к кадастру / ред. А. И. Бакка. : Н.Новгород: Междунар. социально-экологический союз, 2001. – С. 178 с.

92. Плавильщиков Н. Н. Определитель насекомых: краткий определитель наиболее распространенных насекомых европейской части России / Н. Н. Плавильщиков. – М. : Топикал, 1994. – 544 с.

93. Плисс Г. Б. Онкогенез и канцерогенные факторы у низших позвоночных и беспозвоночных животных / Г. Б. Плисс, В. В. Худолей // Экологическое прогнозирование. – М., 1979. – С. 167 – 185.

94. Попов И. Ю. Монстры в эволюции // Эволюционная биология: история и теория / И. Ю. Попов. – СПб.: СПбФИИЕТ РАН, 1999. – С. 70-81.

95. Пястолова О. А. Практика экологического мониторинга на основе индикационных показателей амфибий / О. А. Пястолова, В. Л. Вершинин // Вопр. герпетологии : автореф. докл. – 1989. – Т. 7. – С. 205-206.

96. Равкин Ю.С. Численность, распределение и пространственно-типологическая неоднородность населения земноводных и пресмыкающихся в Томской и Новосибирской областях. / Ю. С. Равкин, В. Н. Куранова, С. М. Цыбулин [и др.] // Амфибии и рептилии в Западной Сибири: сохранение биоразнообразия, проблемы экологической этики и экологического образования. – Новосибирск, 2003. – С. 20-33.

97. Решетников А. Н. Влияние ротана *Perccottus glenii* на амфибий в малых водоемах: автореф. дис. … канд. биол. наук / Решетников А. Н.; ИПЭЭ РАН. – М., 2003. – 24 с.

98. Решетников А. Н. Поедает ли ротан *Perccottus glenii* (Perciformes: Odontobutidae) икру рыб и амфибий / А. Н. Решетников // Вопр. ихтиологии. – 2008. – Т. 48, № 3. – С. 384 – 392.

99. Рузский М. Результаты исследования земноводных и пресмыкающихся в Казанской губернии и местностях с нею смежных / М Рузский // Предварительный отчет Казанского общества естествознания. Приложения к протоколам заседаний общества естествоиспытателей при Императорском Казанском университете. -1894.– N139. – С.1-8.

100. Ручин А. Б. Амфибии и рептилии Мордовии: видовое разнообразие, распространение, численность / А.Б. Ручин, М.К. Рыжов. : Изд-во Мордов. ун-та,. – Саранск, 2006. – 160 с.

101. Ручин А. Б. Распространение и питание гребенчатого тритона *Triturus cristatus* (Laurenti, 1768), в Мордовии / А. Б. Ручин // Герпетологические исследования в Казахстане и сопредельных странах. – Алматы, 2010. – С. 166 – 173.

102. Ручин А. Б. Некоторые особенности трофического спектра обыкновенного тритона (*Lissotriton vulgaris*) в сухопутную фазу жизни / А. Б. Ручин, С. К. Алексеев, В. А. Корзиков // Соврем. герпетология. – 2012. – Т. 12, №. 3/4. – С.160-163.

103. Ручин А. Б. К изучению питания обыкновенного тритона (*Lissotriton vulgaris*) в Калужской области / А. Б. Ручин, С. К. Алексеев, В. А. Корзиков // Мир науки, культуры, образования. – 2014. – № 2 (45). – С. 399 – 402.

104. Ручин А. Б. К питанию обыкновенного тритона (*Lissotriton vulgaris* (Linnaeus, 1758)) В Мордовии / А. Б. Ручин //Актуальные проблемы гуманитарных и естественных наук. – 2015. – №. 4-1

105. Рыжиков К.М. Гельминты амфибий фауны СССР / К. М. Рыжиков, В. П. Шарпило, Н. Н. Шевченко. – М.: Наука, 1980. – 279 с.

106. Сабанеев Л. П. Каталог зверей, птиц, *гадов* и рыб Среднего Урала / Л. П. Сабанеев. – М.: Bullet. Natur. Moscou, 1872.

107. Сабанеев Л. П. Позвоночные Среднего Урала и географическое распространение их в Пермской и Оренбургской губерниях / Л. П. Сабанеев. – М., 1874. – 183 с.

108. Северцова Е. А. Влияние химического состава воды из естественных водоемов на гаструляцию травяной лягушки, Rana temporaria (Anura. Amphibia) / Е. А. Северцова, А. С. Северцов // Зоол. журн. – 2001. – Т. 80, № 8. – С. 986-996.

109. Скоринов Д. В. Генетическая дифференциация, размер генома и морфологическая изменчивость у тритонов группы Lissotriton vulgaris / Д. В.

Скоринов // Вопр. герпетологии : материалы Третьего съезда Герпетолог. о-ва им. АМ Никольского. – СПб., 2008. – С. 375-383.

110. Скоринов Д. В. Систематика и распространение тритонов видовой группы *Lissotriton vulgaris (Salamandridae)*: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Д. В. Скоринов ; Зоол. ин-т РАН. – СПб, 2009. – 24 с.

111. Скоринов Д. В. Изменчивость рисунка нижней стороны тела у двух криптических видов тритонов, lissotriton vulgaris и l. Lantzi (amphibia: salamandridae) / Д. В. Скоринов, С. Н. Литвинчук // Тр. Зоолог. ин-та РАН. – 2013. – Т. 317, N 4. – С. 459–473.

112. Скоринов Д. В. Изменчивость строения осевого скелета у тритонов рода Lissotriton: сравнительно-эволюционные аспекты / Д. В. Скоринов, С. Н. Литвинчук // Вопр. герпетологии: материалы Пятого съезда Герпетологического об-ва им. А. М. Никольского, Минск, 25-28 сентября 2012 г. – Минск, 2013. – С. 285-288.

113. Смирнов Н.А. О морфологических аномалиях у тритонов рода Lissotriton (Salamandridae, Caudata) на западе Украины / Н. А. Смирнов // Аномалии и патологии амфибий и рептилий: методология, эволюционное значение, возможность оценки здоровья среды : материалы междунар. шк.–конф. – Екатеринбург, 2014. – С. 165 – 171.

114. Тархнишвили Д. Н. Особенности развития личинок симпатрических видов тритонов Западного Кавказа / Д. Н.Тархнишвили , О. А. Пястолова // Герпетологические исследования на Кавказе : тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1987. – Киев, **1989**. – С. 111–117.

115. Терентьев П. В. Лягушка / П. В. Терентьев – М. : Советская наука, 1950. – 345 с.

116. Терентьев П. В. Определитель пресмыкающихся и земноводных / П. В. Терентьев, С. А. Чернов. – М. : Совет. наука, 1949. – 340 с.

117. Топоркова Л. Я. Амфибии и рептилии Урала / Л. Я. Топоркова // Фауна европейского Севера Урала и Западной Сибири. – Свердловск, 1973. – С. 84 – 117.

118. Топоркова Л. Я. Влияние деятельности человека на распространение амфибий / Л. Я. Топоркова // Вопр. герпетологии. – Л., 1977. – С. 204-205.

119. Файзулин А. И. Обыкновенный тритон *Lissotriton vulgaris* (Linnaeus, 1758) (Caudata, Amphibia) в Самарской области / А. И. Файзулин, И. В. Чихляев, А. Е. Кузовенко // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. – 2011. – №1. – С. 104 – 110.

120. Чибилёв Е. А. Батрахо- и герпетофауна города Челябинска и окрестностей / Е. А. Чибилёв // Животные в антропогенном ландшафте: материалы 1 Междунар. науч.-практ. конф., Астрахань, 2003 г. – Астрахань, 2003. – С. 70 – 73.

121. Чихляев И. В. Материалы к гельминтофауне обыкновенного тритона *Lissotriton vulgaris* (Linnaeus, 1758) в Самарской области / И. В. Чихляев //Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: сб. науч. тр. – 2007. – №. 10. – С. 180-184.

122. Шарлеманъ Э.В. Заметки о фауне пресмыкающихся и земноводныхъ окрестностей Кіева / Э.В. Шарлеманъ // Материалы къ познанію фауны юго-зап. Россіи. – Кіев, 1917. – Т.2. – С.1-17.

123. Шварц С.С. О специфической роли амфибий в лесных биоценозах в связи с вопросом об оценке животных с точки зрения их значения для человека / С. С. Шварц // Зоол. журн. -1948. –Т.27, вып.5. – С.441-445.

124. Шварц С. С. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных / С. С. Шварц, В. С. Смирнов, Л. Н. Добринский. – Свердловск, 1968. – 387 с.

125. Шварц С.С. Экологические основы охраны биосферы / С.С. Шварц // Вестн. АН СССР. – 1973. – Вып.9. – С.35-45.

126. Шкляр Т. Ф., Вершинин В. Л. Влияние урбанизации на сократительную функцию миокарда бурых лягушек / Т. Ф. Шкляр, В. Л. Вершинин // Сибирский эколог. журн. – 2002. – № 6. – С. 721 – 728.

127. Янчуревич О. В. Возрастная структура популяций тритона обыкновенного (*Lissotriton vulgaris* L.) На территории урбанизированного

ландшафта / О.В. Янчуревич // Зоологические чтения 2012 : материалы республ. науч.-практ. конф. 2-4 марта 2012 г. – Гродно, 2012 . – С.182-184.

128. Ясюля А. Д. Некоторые сведения о биологии обыкновенного (*Triturus vulgaris*) и гребенчатого (*T. cristatus*) тритонов в Беларуси / А. Д.Ясюля, Р. В. Новицкий // Вопросы герпетологии. – Пущино; М.: МГУ, 2001. – С. 351.

129. Andrzejewski R. Synurbization processes in population of *Apodemus agrarius*. I. Characteristics of populations in an urbanization gradient / R. Andrzejewski, J. Babinska-Werka, J. Gliwicz, J. Goszczynski // Acta theriologica. - 1978. – Vol.23. – P. 341-358.

130. Arnold A. Zur veranderung des pH-warters lacihgewasser einheimischer amphibien / A. Arnold // Arch. naturschutz und landschftforsch. - 1983. – Bol. 23, №1. – S.35-40.

131. Bailey N. T. J. On estimating the size of mobile populations from recapture data / N. T. J. Bailey // Biometrika. – 1951. – Vol. 38. – P. 293–306.

132. Banks B., Laverick G. Garden ponds as amphibian breeding sites in a conurbation in the north east of England (Sunderland Tyne and Weare) / B.Banks, G.Laverick // Herpetol. J. – 1986. – Vol.1, N2. – P.44-50.

133. Becker C.G. Habitat split and the global decline of amphibians / C.G. Becker, C. R Fonseca, C.F.B. Haddad et al. // Science. – 2007. – Vol. 318, № 5857. – P. 1775–1777.

134. Beebee T. J. C. The amphibian decline crisis: a watershed for conservation biology? / T. J. C. Beebee, R. A. Griffiths // Biological Conservation. – 2005. – Т. 125, №. 3. – С. 271-285.

135. Beebee T. J. C. Observation conserning the decline of the British amphibian / Beebee T.J // Biol. Conserv. –1973. –Vol.5, N1. – P.20-24.

136. Beebee T. J. C. Habitats of the British amphibians (II): agricultural lowlands and a general discussion of requirements / T.J.C. Beebee // Biol. Conserv. – 1981. – Vol.21, № 2. – P.127-139.

137. Beebee T.J.C. Habitat selections by amphibians across an agricultural land-heathland transect in Britain / T.J.C. Beebee // Biol. Conserv. - 1983. - VOL.27, №2. - P.111-124.

138. Benl G. Neotenie und Albinismus bei *Triturus vulgaris vulgaris /* G. Benl // Salamandra. - 1965. - №1. - S. 6-14.

139. Berger W.H. Diversity of planctonic Evraminifera in deepsea sediments / W.H. Berger, F.L. Parker // Science. - 1970. - Vol.168, № 3937. - P.145-1347.

140. Collins J.P. Global amphibian declines: sorting the hypotheses / J. P. Collins, A. Storfer // Diversity and distribution. – 2003. – Vol. 9, № 2. – P. 89–98.

141. Cooke A.S. Characteristics of newt breeding sites / A. S. Cooke, J.F.D. Frazer // J. Zool. Lond. – 1976. – P. 223-236.

142. Cooke A.S. Effects of field applications of the herbicides diaquat and dichlobenil on amphibians / Cooke A.S. // Environ. Pollut. – 1977. – Vol.12. – P.43-50.

143. Cooke A.S. Tadpoles as indicators of harmful levels of pollution in the field / A. S. Cooke // Environ. Pollut. Ser.A. – 1981. – Vol. 25, № 2. – P.123-133.

144. Cooke A.S. National changes in status of the commoner British amphibians and reptiles before 1974 / A. S. Cooke, H. R. Arnold // Brit. J. Herpetol. – 1982. – Vol.6, № 6. – P. 206-207.

145. Covaciu-Marcov S. D. Notes on the presence of facultative paedomorphosis in the smooth newt *Lissotriton vulgaris* (Linnaeus, 1758) in western Romania / S. D. Covaciu-Marcov, A. Ş. Cicort-Lucaciu // North Western Journal of Zoology. - 2007. - Vol. 3, №. 1. - P. 53-57.

146. D'amen M. Malformation occurrence in two Triturus species (*T. carnifex and T. vulgaris*) from three localities in Central Italy: description and possible causes / M. D'amen et al. // VI Congresso Nazionale Societas Herpetologica Italica. – Stilgrafica, 2006. – C. 58-59

147. Doms H. Uber den einfluss der temperatur auf wachstum und differenzierung der organe wahrend der entwicklung von *Rana esculenta /* H. Doms // Arch. f. Mikr. Anatom. - 1916. - Bd. 87. - S.60.

148. Douglas R. Temperature and rate of development of the eggs of British Anura / R. Douglas // Journ. Anim. Ecology. - 1948. - Vol.17, № 2. - P.189-192.

149. Dubois A. Anomalies and mutations in natural populations of the Rana "esculenta" complex (Amphibia, Anura) / A. Dubois // Mitt. zool. Mus. Berlin. – 1979. – Pl., № 55. – P. 59 – 87.

150. Flax N. L. High incidence of abnormalities in anurans in contaminated industrial areas (eastern Ukraine) / N. L. Flax, and L.J. Borkin // Böhme W. Herpetologia Bonnensis / W. Böhme, W. Bischoff, T. Ziegler (eds.). – Bonn, 1997. – P. 119–123.

151. Flyaks N. L. Morphological abnormalities and heavy metal concentrations in anurans of contaminated areas, eastern Ukraine / N. L. Flyaks, L.J. Borkin // Applied Herpetology. – 2004. – Vol. 1, № 3. – P. 229–264.

152. Frazer J. F. D. Newts in the New Forest / J.F.D. Frazer // Brit. J. Herpetol. - 1978. - Vol. 5, №10. - P.695-699.

153. Gilbert S. F. Ecological Developmental Biology: Developmental Biology Meets the Real World / S. F. Gilbert // Developmental Biology. - 2001. - Vol. 233. - P. 1–12.

154. Goldschmidt R. The material basis of evolution / R. Goldschmidt. – New Haven : Yale Univ. Press, 1982. – XLIII., 436p.

155. Griffiths R. A. Physical abnormalities and accessory limb growth in the smooth newt, *Triturus vulgaris* / R. A Griffiths // Brit. J. Herpetol. - 1981. - Vol. 6. – P. 180-182.

156. Griffiths R. A. Seasonal behaviour and intrahabitat movements in an urban population of a Smooth newts, *Triturus vulgaris* (Amphibia: Salamandridae) / R. A. Griffiths // J. Zool. – 1984. – Vol. 5, № 2. – P. 241–251.

157. Griffiths R.A. The effects of acidity on newt eggs and larvae // Okologie und Stammesgeschiehte der Schwanzlurche: Symp. anlasslich 50 Todestages von Dr. Willy Wolterstorff, Magdeburg, 1993. 21-24 Jan. 1993 / R. A. Griffiths. - Zusammenfassungen. Magdeburg, 1993. - S.11-12.

158. Gvoždík V. First evidence of a paedomorphic population of the smooth newt (*Lissotriton vulgaris*) in the Czech Republic / V. Gvoždík, V. Veronika Javůrková, O. Kopecký // Acta Herpetologica. - 2013. - V. 8(1). - P. 53-57.

159. Halliday T. R. Declining amphibians in Europe, with particular emphasis on the situation in Britain /T. R. Halliday // Environ. Rev. – 1993. – Vol. 1. – P. 21-25.

160. Halliday T. R. Where have all the frogs gone? / T. R. Halliday // People and Planet. – 1998. – Vol.7, № 4. – P. 22-23.

161. Hartwich G. Über Megalobatrachonema terdentatum (Linstow 1890) nov. comb. und die Stellung von Megalobatrachonema Yamaguti 1941 im System der Ascaridina (Nematoda) / G. Hartwich // Parasitology Research. – 1960. – T. 19, №. 6. – C. 606-616.

162. King P. W. Amphibia and Reptilia in the London Area / P.W. King // London. Natur.– 1979. – N68. – P.69-70.

163. Kinne O. Successful re-introduction of the newts *Triturus cristatus* and *T. vulgaris* / O. Kinne // Endang Species Res. – 2004. – № 4. – P. 1 – 16.

164. Lannoo M. Malformed Frogs. The Collapse of Aquatic Ecosystems / M. Lannoo. University of California Press, Berkeley – Los Angeles – London, 2008. – 270 p.

165. Lanza B. Vertebral numbers in the Caudata of the western Palaearctic (Amphibia) / B. Lanza, J. W. Arntzen , E. Gentile // Atti del Museo Civico di Storia Naturale di Trieste. – 2010. – T. 54. – C. 3-114.

166. Litvinchuk S. N. Observations on paedomorphic newts (*Triturus vulgaris*) from the former Soviet Union / S. N. Litvinchuk, A. M. Rudyk, L. J. Borkin // Russ. J. Herpetol. - 1996. - Vol. 3, №1. - P. 39-48.

167. Litvinchuk S. N. Variation in numbers of trunk vertebrae and of costal grooves in salamanders of the family Hynobiidae / S. N. Litvinchuk, L. J. Borkin // Contr. Zool., Amsterdam. – 2003. – Vol. 72, № 4. – P. 195-209.

168. Martof B. Territoriality in the green frog *Rana clamitans /* B. Martof // Ecology. – 1953. – Vol. 34, № 1. – P. 529-544.

169. Mathias J. H. A survey of amphibians in Leicestershire gardens / J.H. Mathias // Transactions of the Leicestershire Literary and Philosophical Society.– 1975. – Vol. 6, N11. – P.61-62.

170. May R. M. The structure of food webs / R.M. May // Nature. -1983. -Vol.301, N5901. – P.566-568.

171. McNeill D. C. Translocation of a population of great crested newts (*Triturus cristatus*): a Scottish case study / D.C. McNeill // PhD thesis / University of Glasgow. - 2010. - № 6. – URL : http://theses.gla.ac.uk/2084/

172. Mizgireuv I. V. Dysplastic lesions and abnormalities in amphibians associated with environmental conditions / I.V. Mizgireuv , N. L., Flax, L. J. Borkin, V.V. Khudoley // Neoplasma. – 1984. – V.31, № 2. – P. 175–181.

173. Modesti A. A case of complete albinism in *Lissotriton vulgaris meridionalis* / A. Modesti, S. Aguzzi, R .Manenti // Herpetology Notes. - 2011. - Vol. 4. - P. 395-396.

174. Morisita M. Measuring the dispersion of individuals and analysis of the distributions patterns / M. Morisita // Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ. Ser. E. – 1959. – № 2. – P. 215–235.

175. Ouellet M. Hindlimb deformities (ectromelia, ectrodactyly) in free-living anurans from agricultural habitats / M. Ouellet et al. // Journal of wildlife diseases. – 1997. – T. 33, №. 1. – P. 95-104.

176. Pallas P. S. Zoografia Rosso-Asiatica, systems animalibum in extenso Imperio Rossico et adjacentibus mariubus observatiorum recensionem domicilla, mores et descriptiones anatomen atqus icones plurimorum / P. S. Pallas .- Petropoli (Lipsiae), 1810-1814. Vol. 1-3.

177. Pechmann J.H.K. Amphibian colonization and use of ponds created for trial mitigation of wetland loss / J.H.K. Pechmann, R. A. Estes, D. E. Scott, J.W. Gibbons // Wetlands. - 2001. - VOL.21, №1. - P. 93-111.

178. Petersen C.G. J. The yearly immigration of young plaice into Limfjord from the the German sea e.t.c. / C.G.J. Petersen // Rept. Danish Biol. – 1896. – Srn.6. – P.1-48.

179. Pounds J. A. Climate and amphibian declines / J. A. Pounds // Nature (Gr. Brit.). – 2001. – Vol. 410, № 6829. – P. 639-640.

180. Preest M.R. Feeding perfomance of acid-exposed larval salamanders: mechanism of growth rate reduction / M. R. Preest // Amer. Zool. - 1992. - Vol.32, №5. - P.43.

181. Priemel, K. Neotenische, albinotische larven von *Triturus vulgaris* L. / K. Priemel // Bl. Aquar. Terrarienk. - 1917. - Vol. 28. - S.131-133.

182. Procter R. Total neoteny and incomplete albinism in *Molge vulgaris* / R. Procter // Naturalist. - 1941. - Vol.789. - P. 77-79.

183. Reilly S. M. Physiological bases of feeding behaviour in salamanders: do motor patterns vary with prey type? / S. M. Reilly, G. V. Lauder // Journal of experimental biology. – 1989. – T. 141, №. 1. – C. 343-358.

184. Reilly S.M. Ontogeny of the Hyobranchial Apparatus in the Salamanders *Ambystoma talpoideum* (Ambystomatidae) and Notophthalmus viridescens (Salamandridae): The Ecological Morphology of Two Neotenic Strategies / S .M. Reilly // Journal of Morphology. - 1987. - Vol. 191. - P.205-214.

185. Rimpp K. Teichmolch *Triturus vulgaris* (Linnaeus, 1758) / K. Rimpp // Die Amphibien und Reptilien Baden-Württembergs. Stuttgart, 2007. - S. 237-252.

186. Roček Z. Skull of the neotenic salamandrid amphibian *Triturus alpestris* and abbreviated development in the tertiary Salamandridae / Z. Roček // J. Morphol. – 1996. – Vol.230. – P. 187–197.

187. Roberts J. M. Physical abnormalities of the limbs of smooth newts (*Triturus vulgaris*) (short note) / J. M. Roberts, P. A. Verrel // Brit. J. Herpetol. – 1984. – Vol.6, № 11. – P. 416 – 418.

188. Rostand J. Les anomalies des amphibiens anoures / J. Rostand. - Sedes, Paris, 1958. – 100 p.

189. Schreitmüller W. Beitràge zur Fauna Nord und Nordost Frankreich und die angrenzenden Gebiete Belgiens / W. Schreitmüller, W. Wolterstorff // Archieven Naturgeschichte, Berlin. - 1923. - Vol. 89. - S. 119-168.

190. Schreitmüller W. Total melanotische Zauneidechsen (Lacerta agilis L.) und neotenische, albinotische Larven von Triturus vulgaris subsp. typica L. (Kleiner Teich- oder Streifenmolch) / W. Schreitmüller // Arch. Naturgesch., Abt. - 1923. - A.8. - S.122-126.

191. Seale D.B. Amphibia / D.B. Seale // Anim. Energetics. – 1982. – Vol.2. – P.467-552.

192. Shine R. Sexual selection and sexual dimorphism in the Amphibia / R. Shine // Copeia. - 1979. - №2. - P.297-306.

193. Skelly D.K. Intersex Frogs Concentrated in Suburban and Urban Landscapes / D.K.Skelly, S.R. Bolden, K.B. Dion // EcoHealth. – 2010. – V. 7.I.3. – P. 374-379.

194. Skorinov D. V. Distribution and conservation status of the smooth newt (*Lissotriton vulgaris*) in Western Siberia and Kazakhstan / D.V. Skorinov, V.N. Kuranova, L.J. Borkin , S.N. Litvinchuk // Russian Journal of Herpetology. – 2008. – Vol.15, № 2. – P. 157 – 165.

195. Spemann H. Über experimentell erzeugte Doppelbildungen mit cyclopischem / H. Spemann // Defect Zool. Jb. Abt. Zool. Physiol. suppl. - 1904. - Vol.7. - S.429-470.

196. Stöck M. Bemerkungen zum Fund eines teilalbinotischen Teichmolches (*Triturus vulgaris* Linnaeus, 1758) östlich von Halle (Saale) / M. Stöck // Hercynia N.F. (Halle). - 1998. - Vol. 31. - P.135-138.

197. Suffert O. Die Schwanzlurche in Lippe / O. Suffert // Mitt. bl. Verb. Lipp. Heimat. - 1949/50. - Vol.1 (3-4). - S. 52-58.

198. Tyler M. J. Australian frogs / M. J. Tyler // Penguin Books Australia Ltd., 1989. – P. 163 – 187.

199. Vershinin V. L. Types of Morphological Anomalies of Amphibians in Urban Regions / V. L. Vershinin // Amphibian Populations in the Commonwealth of independent States: Current Status and Declines / ed.: S.L. Kuzmin, C.K. Dodd, Jr., & M.M. Pikulik. - Moscow: Pensoft, 1995. - P. 91 – 98

200. Vershinin V. L. Experience in restoration of *Rana arvalis* Nilss. local population on the territory of Ekaterinburg by means re-introduction / V.L. Vershinin

// Biodiversiry and dynamics of ecosystems in North Eurasia: Intern. conf., Novosibirsk, Aug. 21-26, 2000. - Novosibirsk, 2000. - Vol.1, pt.1/2. - P.126-127

201. Vershinin V. L. Proliferative Activity of Corneal Epithelium and Specific Features of Morphogenesis in Postmetamorphic *Rana arvalis* Nilss. in Urbanized Areas / V. L. Vershinin, I. Kamkina // Russian Journal of Ecology. – 2001. – T. 32, №. 4. – P. 272-276.

202. Vershinin V. L. Ecological specificity and microevolution in amphibian populations in urbanized areas / V. L. Vershinin // Ecological specificity of amphibian populations. Advances in amphibian research in the former Soviet Union. – Pensoft Publishers. – Moscow-Sophia, 2002. – Vol. 7. – P.1 – 161.

203. Vershinin V. L. Morphological deviations in population *Rana arvalis* Nilss. on urbanized territories: spectrum, topography, frequency / V. L. Vershinin // Herpetologica Petropolitana. Proc. of the 12th Ord. Gen. Meeting Soc .Eur. Herpetol., August 12–16, 2003. –St. Petersburg, Russ .J. Herpetol., St. Petersburg – Moscow, 2005. 12 (Suppl.). - P. 235 – 237.

204. Vershinin V.L. Long-term observation of amphibian populations inhabiting urban and forested areas in Yekaterinburg, Russia / V.L. Vershinin, S.D. Vershinina, D.L. Berzin, D.V. Zmeeva, A.V. Kinev // Scientific Data. – 2015. 2. Article number 150018. – P. 1-13. doi: 10.1038 / sdata.2015.18 (2015).

205. Vorobyeva E. I. Developmental pattern and morphology of *Salamandrella keyserlingii* limbs (Amphibia, Hynobiidae) including some evolutionary aspects / E. I. Vorobyeva, J. R . Hinchliffe // Russian Journal of Herpetology. – 1996. – Vol. 3, № 1. – P. 68-81.

206. Wolf E. Les origines et les acquisitions recentes de la teratologie / E.Wolf // Bul. de la soc. zool. de France. – 1976. – Vol. 101, № 5. – P. 835-849.

207. Wolterstorff W. Katalog der Amphibien-Sammlung im Museum für Natur- und Heimatkunde zu Magdeburg: erster Teil: Apoda, Caudata / W.Wolterstorff. – 1925.

ПРИЛОЖЕНИЯ

ПРИЛОЖЕНИЕ А

Справки о внедрении результатов диссертационного исследования



Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б.Н.Ельцина

Министерство образования и науки Российской Федерации
Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б.Н. Ельцина» (УрФУ)

ул. Мира, 19, Екатеринбург, 620002,
факс: +7 (343) 375-97-78; тел.: +7 (343) 374-38-84
контакт-центр: +7 (343) 375-44-44, 8-800-100-50-44 (звонок бесплатный)
e-mail: rector@urfu.ru, www.urfu.ru
ОКПО 02069208, ОГРН 1026604939855, ИНН/КПП 6660003190/667001001

27 СЕН 2016 № 01.09-04/536
На № ________ от ________

«Утверждаю»
Проректор УрФУ по науке
В.В. Кружаев



«27» ________ 2016 г.

СПРАВКА

О внедрении результатов кандидатской диссертационной работы Берзина Дмитрия Леонидовича «Распространение и биологические особенности обыкновенного тритона *Lissotriton vulgaris* L., 1758 на урбанизированной территории».

Материалы диссертационной работы Берзина Д.Л. по специфике распространения, численности, соотношению полов и девиантным формам морфогенеза обыкновенного тритона в градиенте урбанизации используются при чтении лекций и проведении практических занятий спецкурса «Герпетология» для студентов бакалавриата специальности 020200 – Биология и спецкурса «Экология города» / «Урбоэкология» для магистрантов специальности 020400 – Биология департамента «Биологический факультет».

Зам. директора по образованию
Института естественных наук и математики УрФУ ____________ И.С. Киселева

МУНИЦИПАЛЬНОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ДОПОЛНИТЕЛЬНОГО ОБРАЗОВАНИЯ - ГОРОДСКОЙ ДЕТСКИЙ ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ЦЕНТР

ул.Карла Либкнехта, 44, литер Т,
г.Екатеринбург, 620151
Тел./факс (343) 388-07-48
e-mail: eco-gdec@mail.ru
http://www.eco-gdec.ucoz.ru

№ 62 от 9 августа 2016 г.

СПРАВКА

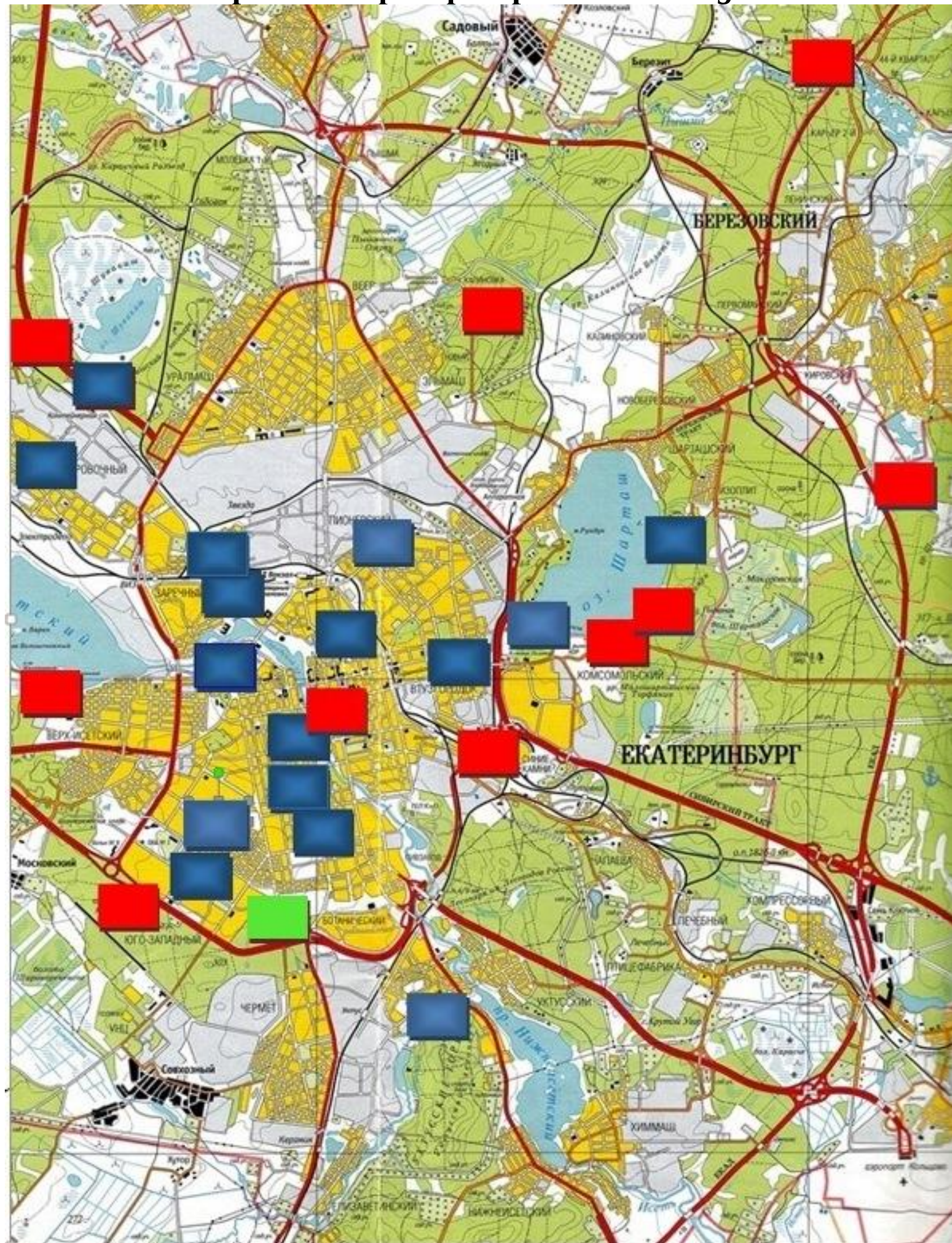
О внедрении результатов кандидатской диссертационной работы Берзина Дмитрия Леонидовича «Распространение и биологические особенности обыкновенного тритона *Lissotriton vulgaris* L., 1758 на урбанизированной территории».

Материалы диссертационной работы Берзина Д.Л. по особенностям распространения обыкновенного тритона в экосистемах города, природоохранному статусу вида, девиантным формам, особенностям образа жизни в условиях урбанизации используются для проведения занятий с обучаемыми детских творческих объединений: «Юные аквариумисты», «Полевая экология», «Зоолог – исследователь».

Директор МБУ ДО - ГДЭЦ  В.М. Силина

ПРИЛОЖЕНИЕ Б

Современное распространение *L. vulgaris*



- Существующие местообитания

- Реинтродуцированные популяции

- Исчезнувшие местообитания

Рисунок Б.1 – Современное распространение *L. vulgaris* на урбанизированных территориях (2015 г.)

ПРИЛОЖЕНИЕ В

Гидрохимические особенности нерестовых водоёмов *L. vulgaris*

Таблица В.1 – Сумма ионов в нерестовых водоёмах *L. vulgaris*

№	Местообитание	Дата	Зона	Сумма ионов
1	2	3	4	5
1.	Белинского	05.08.2003	2	874,98
2.	Крылова 1	07.07.2003	2	336,65
3.	Крылова 2	31.07.2003	2	544,3
4.	Куйбышева	05.08.2003	2	744,02
5.	Самолётная 2	21.08.2003	3	356,05
6.	Контрольная 1	11.07.2003	3	342,6
7.	Шарташ 1	10.07.2003	4	144,11
8.	Шарташ 2	10.07.2003	4	163,19
9.	Шарташ 7	10.07.2003	4	106,66
10.	Калиновские разрезы 1	10.07.2003	4	172,52
11.	Калиновские разрезы 2	10.07.2003	4	184,95
12.	Калиновские разрезы 3	10.07.2003	4	193,38
13.	Режевской тракт 1	10.07.2003	5	88,788
14.	Режевской тракт 3	10.07.2003	5	68,738
15.	Режевской тракт 4	10.07.2003	5	239,78
16.	Белинского	19.05.2004	2	923
17.	Белинского	16.08.2004	2	241,82
18.	Крылова 1	19.05.2004	2	273,39
19.	Крылова 2	19.05.2004	2	369,72
20.	Крылова 2	06.07.2004	2	432,39
21.	Контрольная 1	19.05.2004	3	135,21
22.	Контрольная 2	19.05.2004	3	134,23
23.	Шарташ 1	23.05.2004	4	183,98
24.	Шарташ 1	22.07.2004	4	121,42
25.	Шарташ 2	22.07.2004	4	243,93
26.	Шарташ 7	23.05.2004	4	93,682
27.	Калиновские разрезы. 1	23.05.2004	4	133,2
28.	Калиновские разрезы 1	22.07.2004	4	112,52
29.	Калиновские разрезы 2	23.05.2004	4	117,91
30.	Калиновские разрезы 2	22.07.2004	4	110,77
31.	Калиновские разрезы р2	26.09.2004	4	711,61
32.	Режевской тракт 1	20.05.2004	5	91,413
33.	Режевской тракт 3	20.05.2004	5	62,124
34.	Режевской тракт 3	08.07.2004	5	69,412
35.	Режевской тракт 4	20.05.2004	5	94,885
36.	Режевской тракт 4	08.07.2004	5	166,91

Продолжение таблицы Б.1

1	2	3	4	5
37.	Крылова 2	26.05.2005	2	526,32
38.	Крылова 2	06.07.2005	2	603,29
39.	Белинского	29.05.2005	2	396,41
40.	Белинского	17.08.2005	2	633,78
41.	Контрольная 2	26.05.2005	3	136,5
42.	Контрольная 2	06.07.2005	3	194,29
43.	Контрольная 3	26.05.2005	3	231,53
44.	Контрольная 3	06.07.2005	3	183,26
45.	ЦПКиО	15.06.2007	3	321,55
46.	ЦПКиО	27.08.2007	3	952,27
47.	Контрольная 1	18.06.2007	3	200,04
48.	Шарташ 1	12.06.2007	4	264,62
49.	Калиновские разрезы. 1	12.06.2007	4	332,32
50.	Калиновские разрезы. 2	12.06.2007	4	195,58
51.	Калиновские разрезы. 1	01.08.2007	4	191,32
52.	Калиновские разрезы. 2	01.08.2007	4	202,63
53.	Режевской тракт 3	11.06.2007	5	106,62
54.	Режевской тракт 4	11.06.2007	5	156,49
55.	Контрольная 3	31.05.2008	3	260,36
56.	ЦПКиО	31.05.2008	3	278,33
57.	ЦПКиО	авг.08	3	462,62
58.	Самолётная	авг.08	3	154,69
59.	Юго - запад	31.05.2008	4	80,675
60.	Шарташ 1	31.05.2008	4	180,89
61.	Шарташ 1	июл.08	4	174,2
62.	Калиновские разрезы. 1	31.05.2008	4	142,7
63.	Калиновские разрезы. 1	авг.08	4	181,79
64.	Калиновские разрезы. 3	авг.08	4	251,45
65.	Режевской тракт 3	31.05.2008	5	94,939
66.	Режевской тракт 4	31.05.2008	5	164,5
67.	Режевской тракт 3	июл.08	5	105,69
68.	Режевской тракт 4	июл.08	5	97,96

Таблица В.2 – Содержание ионов кальция в нерестовых водоёмах *L. vulgaris*

1	2	3	4	5
№	Местообитание	Дата	Зона	Ca^{2+}
1.	Белинского	05.08.2003	2	106,21
2.	Крылова 1	07.07.2003	2	25,05
3.	Крылова 2	31.07.2003	2	66,13
4.	Куйбышева	05.08.2003	2	104,21
5.	Самолётная 2	21.08.2003	3	67,13
6.	Контрольная 1	11.07.2003	3	58,63
7.	Шарташ 1	10.07.2003	4	19,038
8.	Шарташ 2	10.07.2003	4	27,054
9.	Шарташ 7	10.07.2003	4	10,52
10.	Калиновские разрезы 1	10.07.2003	4	7,014
11.	Калиновские разрезы 2	10.07.2003	4	6,012
12.	Калиновские разрезы 3	10.07.2003	4	15,03
13.	Режевской тракт 1	10.07.2003	5	12,024
14.	Режевской тракт 3	10.07.2003	5	11,022
15.	Режевской тракт 4	10.07.2003	5	26,052
16.	Белинского	19.05.2004	2	140,28
17.	Белинского	16.08.2004	2	33,07
18.	Крылова 1	19.05.2004	2	27,05
19.	Крылова 2	19.05.2004	2	50,1
20.	Крылова 2	06.07.2004	2	46,09
21.	Контрольная 1	19.05.2004	3	31,06
22.	Контрольная 2	19.05.2004	3	25,05
23.	Шарташ 1	23.05.2004	4	25,05
24.	Шарташ 1	22.07.2004	4	23,05
25.	Шарташ 2	22.07.2004	4	39,08
26.	Шарташ 7	23.05.2004	4	12,02
27.	Калиновские разрезы 1	23.05.2004	4	9,02
28.	Калиновские разрезы 1	22.07.2004	4	6,01
29.	Калиновские разрезы 2	23.05.2004	4	6,01
30.	Калиновские разрезы 2	22.07.2004	4	8,02
31.	Калиновские разрезы р2	26.09.2004	4	9,02
32.	Режевской тракт 1	20.05.2004	5	17,03
33.	Режевской тракт 3	20.05.2004	5	8,02
34.	Режевской тракт 3	08.07.2004	5	10,02
35.	Режевской тракт 4	20.05.2004	5	12,02
36.	Режевской тракт 4	08.07.2004	5	18,04

Продолжение таблицы В.2

1	2	3	4	5
37.	Крылова 2	26.05.2005	2	75,15
38.	Крылова 2	06.07.2005	2	88,18
39.	Белинского	29.05.2005	2	30,06
40.	Белинского	17.08.2005	2	100,2
41.	Контрольная 2	26.05.2005	3	22,044
42.	Контрольная 2	06.07.2005	3	28,056
43.	Контрольная 3	26.05.2005	3	40,08
44.	Контрольная 3	06.07.2005	3	42,084
45.	Крылова 1	15.06.2006	2	100,2
46.	Крылова 1	29.08.2006	2	230,46
47.	Контрольная 3	30.08.2006	3	35,07
48.	ЦПКиО	30.08.2006	3	55,11
49.	Патрушиха 1	30.08.2006	3	64,13
50.	Шарташ 1	15.06.2006	4	22,044
51.	Шарташ 2	01.09.2006	4	27,054
52.	Калиновские разрезы 1	12.06.2006	4	23,046
53.	Калиновские разрезы 2	01.09.2006	4	10,02
54.	Калиновские разрезы, пруд 2	01.09.2006	4	12,024
55.	Режевской тракт 1	12.06.2006	5	30,06
56.	Режевской тракт 3	12.06.2006	5	10,02
57.	Режевской тракт 4	15.06.2006	5	10,02
58.	Режевской тракт 1	04.09.2006	5	25,05
59.	Режевской тракт 3	04.09.2006	5	10,02
60.	Режевской тракт 4	04.09.2006	5	15,03
61.	ЦПКиО	15.06.2007	3	60,12
62.	ЦПКиО	27.08.2007	3	220,44
63.	Контрольная 1	18.06.2007	3	38,076
64.	Шарташ 1	12.06.2007	4	30,06
65.	Калиновские разрезы 1	12.06.2007	4	12,041
66.	Калиновские разрезы 2	12.06.2007	4	12,024
67.	Калиновские разрезы 1	01.08.2007	4	11,022
68.	Калиновские разрезы 2	01.08.2007	4	10,02
69.	Режевской тракт 3	11.06.2007	5	10,02
70.	Режевской тракт 4	11.06.2007	5	30,06
71.	Контрольная 3	31.05.2008	3	50,1
72.	ЦПКиО	31.05.2008	3	57,11
73.	ЦПКиО	авг.08	3	104,2
74.	Самолётная	авг.08	3	30,06

Продолжение таблицы В.2

1	2	3	4	5

75.	Юго – запад	31.05.2008	4	10,02
76.	Шувакиш	31.05.2008	4	9,018
77.	Оброшино	31.05.2008	4	108,21
78.	Шарташ 1	31.05.2008	4	23,046
79.	Шарташ 1	июл.08	4	20,04
80.	Калиновские разрезы 1	31.05.2008	4	12,024
81.	Калиновские разрезы 1	авг.08	4	10,02
82.	Калиновские разрезы 3	авг.08	4	22,044
83.	Режевской тракт 3	31.05.2008	5	7,014
84.	Режевской тракт 4	31.05.2008	5	11,022
85.	Режевской тракт 3	июл.08	5	30,06
86.	Режевской тракт 4	июл.08	5	20,04

Таблица В.3 – Гидрохимические особенности местообитаний земноводных (2011– 2015 гг.)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
№	Местообитание	Дата	t °C	Зона	NH_4	NH_4/N	NO_3	$N0_3/N$	$N0_2$	$N0_2/N$	PO_4^{3-}	Cl-	$S0_4$	Na	K	pH	ХПК	Минера-лизация	Год
1	Шарташ 7	30.4.2011	14	4	0,15	0,12	2,59	0,6	0,016	0,005		15,9	13,3	2,23	24,5	7,36	12,8	92	2011
2	Контрольная	30.4.2011	18	3	0,42	0,32	3,46	0,8	0,007	0,002		17,3	15,9	3,46	26,4	7,88	13,3	190	2011
3	Ясная	1.5.2011	14,5	2	0,096	0,074	3,08	0,71	0,032	0,01		31,8	32	7,16	12,6	8,02	19,2	530	2011
4	Самолётная	1.5.2011	14	3	0,5	0,39	2,92	0,67	0,013	0,004		18,2	12,3	2,23	9,49	8,19	1,6	254	2011
5	Режевской тракт 3	2.5.2011	12	5	0,19	0,15	5,51	1,27	0,013	0,004		11,4	14,4	0,74	7,71	7,97	23,2	130	2011
6	Режевской тракт 4	2.5.2011	7	5	0,54	0,42	4,21	0,97	0,01	0,003		31,8	19,7	3,96	50,9	6,56	50	388	2011
7	Юго – запад 1	4.5.2011	15	4	0,25	0,19	2,81	0,65	0,007	0,002		13,6	14,8	1,48	4,53	7,27	13,8	98	2011
8	Патрушиха 2	4.5.2011	15	3	0,25	0,19	3,56	0,82	0,01	0,003		22,7	15,7	8,22	4,72	8,09	5,6	212	2011
9	Калиновские разрезы 1	5.5.2011	9	4	0,83	0,64	3,89	0,89	0,016	0,005		9,1	18,3	0,74	10,3	7,77	18,1	224	2011
10	Шувакиш 1	6.5.2011	7,5	4	0,37	0,28	3,29	0,76	0,026	0,008		13,60	14,6	0,74	4,53	7,45	13,6	138	2011
11	Оброшино 2	6.5.2011	7	4	0,17	0,13	4,05	0,93	0,15	0,045		79,5	14,2	8,75	26,4	8,15	10,2	604	2011
12	Режевской тракт 4	11.7.2011	17	5	1,26		2,81		0,18			36	7,4	5,07	1,82	5,57	40	240	2011
13	Режевской тракт 3	11.7.2011	21	5	1,28		4,23		0,094			10,6	11,95	1,97	0,62	5,02	8,8	146	2011
14	Ясная 1	12.7.2011	17	2	4,02		2,32		0,17			26,4	18,84	8,17	10,4	6,73	24	438	2011
15	Самолётная 5	12.7.2011	16	3	2,12		1,57		0,061			10,6	3,68	0,22	0,51	6,74	21,6	86	2011
16	Шарташ 2	29.7.2011	23,5	4	3,34	2,57	3,08	0,71	0,039	0,012		16,7	21,5	4,58	5,16	6,21	10,8	160	2011
17	Калиновские разрезы 1	29.7.2011	22	4	3,32	2,56	3,51	0,81	0,065	0,02		12,9	5,65	0,45	5	6,91	32,8	215	2011
18	Патрушиха 2	5.8.2011	16	3	2,55	1,96	2,59	0,6	0,032	0,01		18,5	6,86	9,74	1,41	7,05	11,2	214	2011
19	Калиновские разрезы 2	31.8.2011	17,5	4	3,2	2,46	2,32	0,53	0,019	0,006		13	3,64	37,1	0,62	8,56	20	224	2011
20	ЦПКиО	1.9.2011	23	3	0,96	0,74	1,46	0,34	0,09	0,027		27,8	21,6	9,05	3,32	7,77	8,8	374	2011
21	Декабристов	4.9.2011	23	2	0,17	0,13	2,11	0,49	0,016	0,005		27,8	168,1	22	15,6	8,54	13,2	644	2011
22	Режевской тракт 4	27.4.2012	13	5	3,62	2,79	1,93	0,44	0,018	0,005		50,5	19,5	9,2	2,66	6,85	21,9	240	2012
23	Режевской тракт 3	27.4.2012	17	5	1,63	1,26	1,45	0,33	0,042	0,013		10,4	13,2	1,24	1,2	6,31	27,7	103	2012

Продолжение таблицы В.3

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
24	Ясная 1	8.5.2012	13,5	2	0,29	0,22	3,1	0,71	0,03	0,009		26,1	26,6	4,55	5,72	6,99	28	438	2012
25	Юго - запад 2	8.5.2012	10,5	4	0,96	0,74	1,38	0,32	0,014	0,004		8,7	16,3	0,53	1,35	6,93	19,2	98	2012
26	Патрушиха 2	8.5.2012	8	3	3,17	2,44	4,13	0,95	0,018	0,005		15,7	17,1	6,84	7,08	6,79	11,2	230	2012
27	Самолётная 5	8.5.2011	14	3	0,29	0,22	4,3	0,99	0,024	0,007		17,4	21,6	1,11	4,56	6,81	20	136	2012
28	Шарташ 1	8.5.2011	11	4	0,24	0,18	2,75	0,63	0,02	0,006		10,4	31,8	1,42	4,87	6,15	20,8	166	2012
29	Калиновские разрезы. 1	8.5.2011	11	4	3,26	2,51	1,72	0,4	0,028	0,008		8,7	32,7	0,58	3,5	6,72	27,8	204	2012
30	Шувакиш 1	9.5.2011	9	4	0,6	0,46	4,2	0,97	0,038	0,011		10,4	28,7	0,6	3,5	6,48	21,9	154	2012
31	Оброшино 2	9.5.2011	13	4	0,24	0,18	5,51	1,27	0,02	0,006		34,8	29,5	6,05	2,96	6,52	12,6	520	2012
32	Режевской тракт 4	7.7.2012	17	5	3,24	2,49	3,53	0,81	0,02	0,006		46,2	12,4	5,65	0,76	5,3	34	244,1	2012
33	Режевской тракт 3	7.7.2012	24	5	5,54	4,27	4,04	0,93	0,016	0,005		23,1	18,3	1,75	0,37	7,75	17,2	150	2012
34	Декабристов	8.7.2012	22,5	2	0,65	0,5	3,72	0,86	0,01	0,003		42	34,8	17,4	13,7	8,77	12	538,3	2012
35	Южная1	10.7.2012	23	2	1,37	1,05	2,42	0,57	0,024	0,007		35,7	46,6	7,13	15,9	8,51	21,2	392,1	2012
36	ЦПКиО	10.7.2012	27	3	1,1	0,85	2,36	0,54	0,02	0,006		27,3	3,36	7,34	1,72	8,49	10	236	2012
37	Шарташ 1	12.7.2012	21,5	4	3,84	2,96	3,16	0,73	0,01	0,003		12,6	12	2,29	4,64	8,25	24	164,2	2012
38	Калиновские разрезы 2	12.7.2012	21	4	5,76	4,44	5,58	1,28	0,008	0,002		14,7	19,1	2	1,2	8,2	34,8	110,2	2012
39	Патрушиха 2	21.7.2012	20	3	1,37	1,05	5,7	1,31	0,02	0,006		31,5	27,8	7,95	2,22	8,54	10	232,5	2012
40	ЦПКиО дальний, малый	28.04.2013	11,5	3	1,15	0,89	1,89	0,43	0,14	0,042	1,53	32,3	21,1	8,32	1,99	7,32	11,2	364,0	2013
41	Ясная (1)	04.05.2013	12	2	1,58	1,22	1,35	0,31	0,19	0,057	0,10	28,0	27,6	11,4	16,3	7,83	17,6	432,0	2013
42	Шарташ (1)	05.05.2013	8	4	1,09	0,84	1,15	0,26	0,092	0,028	0,052	19,0	24,4	2,76	2,95	7,26	18,4	180,0	2013
43	Калиновские разрезы (1)	05.05.2013	7	4	1,68	1,29	1,89	0,43	0,14	0,042	0,087	9,5	25,1	0,76	3,68	7,76	14,4	244,0	2013
44	Режевской тракт (1)	10.05.2013	8	5	2,65	2,04	1,83	0,42	0,085	0,026	0,28	85,5	16,5	35,8	2,92	8,10	15,04	584,0	2013
45	Режевской тракт (3)	10.05.2013	12	5	2,14	1,65	3,92	0,90	0,14	0,042	0,12	11,4	18,9	1,20	4,76	7,83	14,7	96,0	2013
46	Декабристов	12.05.2013	14,5	2	1,93	1,49	2,03	0,47	0,28	0,084	0,052	41,8	26,0	15,9	16,4	8,58	11,2	570,0	2013

Продолжение таблицы В.3

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
47	Шувакиш (1)	12.05.2013	14	4	2,28	1,76	1,62	0,37	0,11	0,033	0,08	79,5	24,0	1,42	5,18	7,91	11,04	192,0	2013
48	Оброшино (2)	12.05.2013	12	4	2,22	1,71	1,62	0,37	0,077	0,023	0,14	47,5	40,6	10,9	3,49	8,54	8,48	562,0	2013
49	Юго-Запад (1) длинный	23.05.2013	11,5	4	2,59	1,99	1,69	0,39	0,092	0,028	0,16	9,5	22,2	0,9	4,42	7,72	5,44	86,0	2013
50	Патрушиха (2)	23.05.2013	17	3	2,28	1,76	1,35	0,92	0,11	0,075	1,25	15,2	35,9	6,12	4,88	8,35	11,2	198,1	2013
51	Режевской тракт (1)	14.07.2013	17	5	2,51	1,96	1,42	0,33	0,13	0,04	0,77	122,4	9,18	40,3	8,19	6,34	40,0	472,0	2013
52	Режевской тракт (3)	14.07.2013	18	5	2,28	1,76	2,97	0,68	0,23	0,07	0,52	10,2	7,70	0,55	2,06	5,88	22,0	138,0	2013
53	Ясная (1)	21.07.2013	19	2	1,29	0,99	5,34	1,23	0,17	0,05	0,30	63,2	367,5	20,3	19,7	6,36	19,2	830,0	2013
54	Шарташ (1)	18.07.2012	15	4	2,34	1,80	1,62	0,37	0,20	0,06	0,66	10,2	48,2	2,55	5,89	6,18	27,6	232,0	2013
55	Калиновские разрезы (1)	19.08.2013	16	4	4,68	3,60	4,66	1,07	0,33	0,10	3,13	14,3	7,70	6,91	24,0	6,42	58,4	276,0	2013
56	ЦПКиО дальний, малый	29.08.2013	11,5	3	2,91	2,20	1,69	0,39	0,17	0,045	0,47	28,6	941,4	11,0	14,8	6,61	10,0	1564,0	2013
57	Декабристов	03.09.2013	17	2	2,51	1,93	2,10	0,48	0,36	0,11	0,38	57,2	146,3	29,5	24,4	7,20	14,4	672,0	2013
58	Калиновские разрезы (прудок 2)	04.09.2013	16	4	2,01	1,55	1,22	0,28	0,47	0,14	0,52	14,3	7,30	44,2	2,12	7,55	33,2	280,0	2013
59	Режевской тракт (2)	14.05.2014	17	5	0,92	0,71	6,42	1,48	0,14	0,042	0,76	8,85	27,8	0,82	4,49	6,17	40,0	193,0	2014
60	Режевской тракт (3)	14.05.2014	22	5	0,72	0,55	2,70	0,62	0,10	0,030	0,98	7,97	9,14	0,78	5,47	6,57	25,6	136,0	2014

Продолжение таблицы В.3

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
61	Шувакиш (1)	18.05.2014	13	4	0,41	0,32	1,96	0,45	0,085	0,026	0,84	8,85	25,7	1,38	4,31	6,55	14,0	136,0	2014
62	Оброшино (1)	18.05.2014	12,5	4	0,64	0,49	1,49	0,34	0,13	0,039	0,84	42,5	27,9	17,8	3,45	6,96	48,0	390,0	2014
63	Патрушиха (1)	23.05.2014	17	3	0,72	0,55	1,62	0,37	0,10	0,030	0,56	97,4	37,2	33,6	3,37	7,10	14,0	398,0	2014
64	Разъезд	23.05.2014	24	3	1,07	0,82	3,11	0,72	0,12	0,036	0,49	53,1	27,7	47,1	16,2	7,77	19,2	962,0	2014
65	Ясная (1)	23.05.2014	24	2	2,07	1,59	3,72	0,86	0,12	0,036	0,37	47,8	30,8	24,5	13,1	6,97	24,8	474,0	2014
66	Юго-Запад (1) длинный	23.05.2014	17,5	4	0,16	0,12	4,26	0,98	0,1 1	0,033	0,44	8,85	15,3	1,05	4,14	6,30	4,40	98,0	2014
67	ЦПКиО дальний, малый	24.05.2014	21	3	0,66	0,51	3,85	0,89	0,12	0,036	0,98	31,9	24,2	14,6	2,93	6,82	16,0	360,0	2014
68	Калиновские разрезы (1)	26.05.2014	16	4	0,68	0,52	2,91	0,67	0,092	0,028	0,77	14,2	26,3	1,00	4,53	6,87	26,0	192,0	2014
69	Шарташ (1)	26.05.2014	16,5	4	0,64	0,49	2,09	0,48	0,089	0,027	0,70	10,6	32,1	3,01	4,59	5,68	8,00	220,0	2014
70	Мраморское	27.05.2014	12	5	1,13	0,87	2,50	0,58	0,10	0,030	0,39	17,7	3,98	6,65	9,22	7,03	16,4	212,0	2014
71	Декабристов	30.05.2014	23	2	0,23	0,18	1,49	0,34	0,081	0,024	0,35	38,9	33,5	27,4	15,8	7,68	12,4	666,0	2014
72	Режевской тракт (3)	05.07.2014	13	5	1,62	1,25	14,5	3,34	0,092	0,028	0,68	7,08	6,35	0,89	3,4	6,28	18	110	2014
73	Режевской тракт (2)	27.07.2014	26,5	5	1,23	0,95	6,49	1,49	0,069	0,021	0,32	8,85	18,6	0,44	1,53	6,25	30,4	179	2014
74	Разъезд	14.08.2014	22	3	1,11	0,85	1,76	0,4	0,077	0,023	0,42	38,9	38,3	39,3	12,8	7,78	10	818	2014
75	Мраморское	21.08.2014	9	5	0,6	0,46	1,83	0,42	0,042	0,013	0,26	8,85	5,16	2,7	5,41	7,09	7,6	120	2014
76	Патрушиха (2)	30.08.2014	17	3	1,72	1,32	2,3	0,53	0,089	0,027	1,09	8,85	35,3	6,96	6,04	7,57	8	316	2014
77	Ясная (1)	30.08.2014	16	2	1,7	1,31	3,65	0,84	0,046	0,014	0,23	40,7	28,7	12,7	10,3	7,64	11,6	664	2014

Продолжение таблицы В.3

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
78	ЦПКиО дальний, малый	30.08.2014	18,5	3	1,23	0,95	3,04	0,7	0,027	0,008	0,32	30,1	24,2	7,57	1,69	7,59	7,2	264	2014
79	Шарташ (1)	07.09.2014	11	4	0,80	0,62	3,85	0,89	0,25	0,08	0,024	23,0	6,73	4,56	4,60	7,48	4,00	131,0	2014
80	Шарташ (7)	03.09.2014	13	4	0,90	0,69	5,21	1,20	0,22	0,07	0,065	8,85	30,9	1,64	4,55	6,89	8,00	100,0	2014
81	Калиновские разрезы (1)	07.09.2014	10,5	4	1,62	1,25	7,90	1,82	0,21	0,06	0,033	12,4	14,5	35,3	1,43	7,97	10,4	204,0	2014
82	Декабристов	14.09.2014	15	2	2,52	1,94	2,16	0,50	0,15	0,05	0,026	42,5	121,9	22,5	17,1	8,19	18	460,0	2014
83	Режевской тракт (2)	03.05.2015	9,5	5	0,12	0,09	3,45	0,79	0,0028	<0,001	1,86	8,5	16,5	1,02	5,67	6,03	49,6	163	2015
84	Режевской тракт (3)	03.05.2015	19	5	0,41	0,32	1,69	0,39	0,0056	0,002	1,54	6,8	11,1	1,39	5,52	6,68	13,6	110	2015
85	Шувакиш (1)	13.05.2015	13	4	0,67	0,52	0,068	0,16	0,011	0,003	1,58	5,1	19,2	1,21	5,19	6,96	11,2	158	2015
86	Оброшино (2)	13.05.2015	12,5	4	0,39	0,3	1,42	0,33	0,19	0,057	1,42	45,9	131,5	17,4	4,75	7,57	3,36	576	2015
87	Патрушиха (1)	11.05.2015	8	3	1,57	1,21	0,81	0,19	0,01 1	0,003	1,6	110,5	55	1,29	5,32	7,02	9,6	540	2015
88	Разъезд	06.05.2015	19	3	1,06	0,82	1,15	0,26	0,017	0,005	1,86	54,4	328	37,5	19,3	8,21	13,4	750	2015
89	Ясная (1)	11.05.2015	12	2	1,47	1,13	1,96	0,45	0,0046	0,001	1,76	34	136,4	10,3	19,5	7,36	14,4	374,3	2015
90	Юго-Запад (1) длинный	11.05.2015	8	4	0,67	0,52	1,49	0,34	0,0058	0,002	1,63	8,5	25	1,59	4,94	6,55	5,6	48,5	2015
91	ЦПКиО дальний, малый	11.05.2015	13,5	3	0,92	0,71	1,35	0,31	0,0034	<0,001	1,3	42,5	90,6	9,69	4,7	6,45	4,8	216,2	2015
92	Калиновские разрезы (1)	11.05.2015	8	4	0,56	0,43	0,68	0,16	0,0031	<0.001	1,7	8,5	35,4	1,27	5,74	6,66	38	142,3	2015

Продолжение таблицы В.3

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
93	Шарташ (1)	11.05.2015	9	4	1,23	0,95	1,83	0,42	0,0053	0.002	1,44	10,2	67,2	3,75	4,56	6,21	12,8	151,1	2015
94	Мраморское	19.05.2015	12	5	0,24	0,18	2,5	0,58	0,0011	<0,001	2,14	17	10,9	4,66	6,12	7,16	23,2	168,5	2015
95	Декабристов	12.05.2015	18	2	0,87	0,67	1,69	0,39	0,0074	0.002	1,84	34	131,3	20,8	13,4	8,38	5,92	494.1	2015
96	Шарташ (7)	19.04.2015	11	4	0,24	0,21	1,89	0,43	0,0025	<0.001	1,67	1 1,9	9,28	3,14	6,44	6,32	2,72	54,5	2015
97	Режевской тракт (3)	13.07.2015	15	5	0,34	0,26	2,77	0,64	0,0067	0,002	2,47	11,9	3,03	<0,01	2,87	7,48	28	120,2	2015
98	Режевской тракт (2)	13.07.2015	14	5	2	1,54	2,91	0,67	0,0058	0,0017	1,95	10,2	4,44	<0,01	2,16	7,3	63,2	194	2015
99	Разъезд	06.08.2015	19	3	0,72	0,55	2,77	0,64	0,0064	0,0019	1,65	51	178,8	47,4	14,6	8,07	16	644,1	2015
100	Мраморское	09.08.2015	12	5	0,36	0,28	2,1	0,48	0,0042	0,0013	1,7	17	9,7	0,84	1,58	7,15	26,8	130,1	2015
101	Ясная (1)	27.07.2015	16,5	2	3,08	2,37	2,23	0,51	0,0067	0,002	3,5	20,4	31,1	5,72	9,3	7,05	13,6	268,2	2015
102	ЦПКиО дальний, малый	27.07.2015	17,5	3	3,06	2,36	1,96	0,45	0,0064	0,0019	1,9	39,1	61,2	9,63	2,13	6,89	11,2	258,2	2015
103	Шарташ (1)	19.07.2015	15	4	0,46	0,35	6,62	1,52	0,0048	0,0014	2,23	15,3	16,4	3,19	4,39	6,95	46	208,3	2015
104	Шарташ (7)	20.07.2015	17	4															2015
105	Калиновские разрезы (1)	01.08.2015	18	4	3,18	2,45	3,31	0,76	0,0074	0,0022	2,66	10,2	10,7	0,42	6,15	7,1	20	166,5	2015
106	Декабристов	13.08.2015	18	2	3,23	1,96	1,96	0,45	0,0051	0,0015	1,83	45,9	109,9	23,2	14,3	8,19	20	454	2015

ПРИЛОЖЕНИЕ Г

Трофические спектры сеголеток *Lissotriton vulgaris, Salamandrella keyserlingii, Rana arvalis, Pelophylax ridibundus*

Таблица Г.1 – Таксоны беспозвоночных, обнаруженные в пищеварительном тракте сеголеток *L. vulgaris* зоны многоэтажной застройки

Место обитания	Таксон	n	% от числа беспозвоночных	% от числа желудков
Зона II n желудков=68 n беспозвоночных= 239	Nematoda	0	0	0
	Oligochaeta	0	0	0
	Mollusca	43	18	33,8
	Crustacea	1	0,4	1,5
	Myriapoda	1	0,4	1, 5
	Acari	28	11,7	22
	Aranei	3	1,3	4,4
	Collembola	31	13	22
	Homoptera	11	4,6	10,3
	Hemiptera	2	0,8	2,9
	Coleoptera	24	10	22
	Neuroptera	0	0	0
	Lepidoptera	2	0,8	2,9
	Hymenoptera	5	2,1	4,4
	Diptera	88	36,8	27,9
	Пустые пищеварительные тракты	16	0	0

Таблица Г.2 – Таксоны беспозвоночных, обнаруженные в пищеварительном тракте *L. vulgaris* зоны малоэтажной застройки

Место обитания	Таксон	n	% от числа беспозвоночных	% от числа желудков
Зона III n желудков=77 n беспозвоночных= 394	Nematoda	5	1,3	5,2
	Oligochaeta	1	0,3	1,3
	Mollusca	75	19	31,2
	Crustacea	6	1,5	6,5
	Myriapoda	0	0	0
	Acari	66	16,8	29,9
	Aranei	5	1,3	3,9
	Collembola	77	19,5	33,8
	Homoptera	55	14	31,2
	Hemiptera	5	1,3	6,5
	Coleoptera	34	8,6	32,5
	Neuroptera	0	0	0
	Lepidoptera	0	0	0
	Hymenoptera	16	4	14,3
	Diptera	49	12,4	32,5
	Пустые пищеварительные тракты	3	0	0

Таблица Г.3 – Таксоны беспозвоночных, обнаруженные в пищеварительном тракте *L. vulgaris* в лесопарковой зоне

Место обитания	Таксон	n	% от числа беспозвоночных	% от числа желудков
Зона IV n желудков=94 n беспозвоночных= 497	Nematoda	0	0	0
	Oligochaeta	17	3,4	7,4
	Mollusca	10	2	3,2
	Crustacea	4	0,8	4,3
	Myriapoda	0	0	0
	Acari	76	15,3	29,8
	Aranei	4	0,8	3,2
	Collembola	160	32,2	38,3
	Homoptera	123	24,7	54,3
	Hemiptera	1	0,2	1,1
	Coleoptera	17	3,4	13,8
	Neuroptera	0	0	0
	Lepidoptera	1	0,2	1
	Hymenoptera	12	2,4	9,6
	Diptera	72	14,5	40,4
	Пустые пищеварительные тракты	9	0	0

Таблица Г.4 – Таксоны беспозвоночных, обнаруженные в пищеварительном тракте *L. vulgaris* в загородной популяции

Место обитания	Таксон	n	% от числа беспозвоночных	% от числа желудков
Контроль n желудков=53 n беспозвоночных= 80	Nematoda	0	0	0
	Oligochaeta	2	2,5	3,8
	Mollusca	10	12,5	3,8
	Crustacea	2	2,5	3,8
	Myriapoda	0	0	0
	Acari	16	20	13,2
	Aranei	3	3,8	5,7
	Collembola	23	28,8	22,7
	Homoptera	19	23,8	24,5
	Hemiptera	1	1,3	1,9
	Coleoptera	2	2,5	3,8
	Neuroptera	0	0	0
	Lepidoptera	0	0	0
	Hymenoptera	0	0	0
	Diptera	2	2,5	1,9
	Пустые пищеварительные тракты	20	0	0

Таблица Г.5 – Таксоны беспозвоночных, обнаруженные в пищеварительном тракте *S. keyserlingii*

Место обитания	Таксон	n	% от числа беспозвоночных	% от числа желудков
Шарташский лесопарк, водоем №7 n желудков=40 n беспозвоночных= 336	Nematoda	0	0	0
	Oligochaeta	0	0	0
	Mollusca	6	1,8	5
	Crustacea	7	2,1	12,5
	Myriapoda	0	0	0
	Acari	16	4,8	30
	Aranei	4	1,2	10
	Collembola	42	12,5	27,5
	Homoptera	58	17,3	50
	Hemiptera	3	0,9	7,5
	Coleoptera	32	9,5	47,5
	Neuroptera	0	0	0
	Lepidoptera	0	0	0
	Hymenoptera	6	1,8	10
	Diptera	162	48,2	77,5
	Пустые пищеварительные тракты	2	0	0

Таблица Г.6 – Таксоны беспозвоночных, обнаруженные в пищеварительном тракте *Rana arvalis*

Место обитания	Таксон	n	% от числа беспозвоночных	% от числа желудков
Декабристов водоем n желудков=13 n беспозвоночных=120	Nematoda	0	0	0
	Oligochaeta	0	0	0
	Mollusca	4	3,3	20
	Crustacea	0	0	0
	Myriapoda	0	0	0
	Acari	0	0	0
	Aranei	2	1,6	13,3
	Collembola	9	7,5	13,3
	Homoptera	3	2,5	6,7
	Hemiptera	3	2,5	13,3
	Coleoptera	15	12,5	46,6
	Neuroptera	0	0	0
	Lepidoptera	0	0	0
	Hymenoptera	13	10,8	40
	Diptera	71	59,1	46,6
	Пустые пищеварительные тракты	0	0	0

Таблица Г.7 – Таксоны беспозвоночных, обнаруженные в пищеварительном тракте *Pelophylax ridibundus*

Место обитания	Таксон	n	% от числа беспозвоночных	% от числа желудков
Декабристов водоем n желудков=15 n беспозвоночных=22	Nematoda	0	0	0
	Oligochaeta	0	0	0
	Mollusca	0	0	0
	Crustacea	0	0	0
	Myriapoda	1	4,5	6,6
	Acari	1	4,5	6,6
	Aranei	1	4,5	6,6
	Collembola	0	0	0
	Homoptera	5	31,8	33,3
	Hemiptera	0	0	0
	Coleoptera	1	4,5	6,6
	Neuroptera	0	0	0
	Lepidoptera	0	0	0
	Hymenoptera	5	40,9	33,3
	Diptera	1	9,1	6,6
	Пустые пищеварительные тракты	7	0	0